BENECKE-JOST
PFLANZENPHYSIOLOGIE
BAND I

VIERTE AUFLAGE

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY

JENA, GUSTAV FISCHER

Bot
B

Pflanzenphysiologie

Von

Dr. W. Benecke und Dr. L. Jost
o. ö. Professor an der Universität Münster i. W.
o. ö. Professor an der Universität Heidelberg

BOTANY LIBRARY

Vierte umgearbeitete Auflage
von
Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie

Band I:

Stoffwechsel

neu bearbeitet von

W. Benecke

Mit 55 Abbildungen im Text und 1 Tafel

200502
11/2/26

Jena
Verlag von Gustav Fischer
1924

296
V/3/26

Alle Rechte vorbehalten.

Germany

Der Kaiser-Wilhelms-Universität zu Straßburg

zum Gedächtnis.

Vorwort.

Als mein Freund L. Jost mich aufforderte, für die Neuauflage seiner „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie“ den Stoffwechsel zu bearbeiten, habe ich mit Freuden zugesagt in Erinnerung an die schönen Zeiten, die wir vor Jahren gemeinsam in unserer elsässischen Heimat zu Straßburg verlebt haben. Ich habe aus dem altbewährten Text möglichst viel unverändert übernommen und versucht, die Ergebnisse der neueren vom Stoffwechsel der Pflanzen handelnden Schriften, soweit sie mir zugänglich waren und wertvoll zu sein schienen, in jenen hineinzuflechten. Daß es mir bei der ungemeinen Vielseitigkeit des Stoffes und bei der großen Schwierigkeit der Literaturbeschaffung in der jetzigen Zeit nicht möglich gewesen ist, der Aufgabe, die ich übernommen hatte, in jeder Hinsicht gerecht zu werden, dessen bin ich mir wohl bewußt, und wage nur den Wunsch auszusprechen, daß meine Bearbeitung vielleicht doch eine gewisse Anregung zu weiterer Forschung geben möchte.

Münster i. W. Sylvester 1923.

Wilhelm Benecke.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

I. Teil: Stoffwechsel 1

1. Kapitel. Einleitung 1

Aufgaben der Physiologie 1. Methoden der Pflanzenphysiologie 2. Chemische Beschaffenheit der Pflanze 3. Bau der Zelle 7. Zellwand 8. Zellsaft 9. Protoplasma 10. Organisation des Plasmas 12. Protoplasma als Kolloid 13.

2. Kapitel. Die osmotischen Eigenschaften der Zelle . . . 18

Osmose 18. Plasmolyse 21. Plasmolytischer Grundwert 23. Plasmometrie 24. Isosmotische und osmotische Koeffizienten 28. Höhe des osmotischen Wertes 29. Permeabilität des Protoplasmas 31. Regulation der Permeabilität 33. Permeabilitätskoeffizienten 35. Selektive Permeabilität 36. Balanzierte Lösungen 36. Ausscheidungen im Zellsaft 38. Farbstoffspeicherung 40. Lipoidtheorie der Plasmahäute 41. Ultrafiltertheorie 43. Haftdrucktheorie 43. Aufbau der Plasmahaut aus Phosphatiden 44. Permeabilität der Zellwand 45. Permeabilität der Endodermis 46. Negative Osmose 46.

3. Kapitel. Die Wasseraufnahme 47

Bodenqualität 47. Wurzelsystem 51. Wurzelhaare 54. Saugkraft der Wurzel 56. Osmotische Zustandsgrößen 56. Wasseraufnahme durch oberirdische Teile 62. Luftwurzeln 63. Austrocknungsfähigkeit 64.

4. Kapitel. Die Transpiration 65

Bedeutung des Dampfdruckdefizits für die Transpiration 67. Bedeutung der Kutikula 68. Evaporationsgesetze 68. Spaltöffnungen 70. Kutikuläre und stomatäre Transpiration 72. Variation der Spaltbreite 74. Inhaltsstoffe und osmotischer Wert der Schließzellen 76. Spaltöffnungsspiel und Außenwelt 78. Tägliche Periode der Spaltweite 80. Relative Transpiration 81. Xerophyten 82. Pseudoxerophyten 85. Halophyten 85. Mangrovepflanzen 86. Hochmoorpflanzen 86. Hygrophyten 86. Nutzen der Transpiration 86. Elektrokultur 88. Wasserbilanz 88.

5. Kapitel. Die Leitung des Wassers I 89

Wasserverschiebung innerhalb einer Zelle 89. Wasserverschiebung innerhalb einer Zellreihe 90. Saugkraftmessungen 91. Gefäße 93. Ringelungsversuch 94. Blutungsdruck 96. Guttation 101. Hydathoden 102. Mechanik des Blutens 105. Biologische Bedeutung der Abgabe flüssigen Wassers 107.

Seite

6. Kapitel. Die Leitung des Wassers II 108

Menge des gehobenen Wassers 109. Geschwindigkeit der Wasserbewegung 110. Bedeutung des Wurzeldruckes 111. Saugung des Sprosses 112. Steighöhe 113. Kohäsion des Wassers 113. Bau der Gefäße 117. Widerstände in den Leitungsbahnen 120. Kohäsionstheorie 121. Größe der Saugkraft 122. JAMINsche Ketten 125. Beteiligung lebender Zellen 127.

7. Kapitel. Die Aschensubstanzen I 130

Aschenmenge 131. Wasserkultur 134. Gesetz des Minimums 138. Schwefel, Phosphor 138. Kalium 139. Magnesium 140. Calcium 140. Eisen 141. Stickstoff 142. Entbehrliche Elemente 142. Gifte 144. Antagonistische Erscheinungen 144. Reizstoffe 146.

8. Kapitel. Die Aschensubstanzen II 147

Verwitterung des Bodens 148. Lithophyten 150. Humus 151. Boden und Klima 152. Saurer und milder Humus 152. Bodenabsorption 154. Wurzelausscheidungen 155. Besiedelung des Bodens 160. Sand- und Salzpflanzen 161. Bodenazidität und Pflanzenverbreitung 162. Kalkfeindliche Pflanzen 163. Kalkliebende Pflanzen 165. Düngung 167.

9. Kapitel. Die Assimilation des Kohlenstoffes bei der autotrophen Pflanze I 169

Auto- und Heterotrophie 169. Blasenzählmethode 170. Assimilationsquotient 172. Bakterienmethode 174. Physik und Chemie des Chlorophylls 176. Chlorophyllgehalt 181. Assimilationszahl und -zeit 188. Wirkung des Lichtes 185. Erstes Assimilationsprodukt 186. Formaldehydhypothese 189. Chlorophyllkohlensäureverbindung 191. BLACKMANsche Reaktion 192. Blatthälftenmethode 194. Stärke- und Zuckerblätter 194. Quantität der Assimilate 197.

10. Kapitel. Die Assimilation des Kohlenstoffes bei der autotrophen Pflanze II 198

CO_2-Gehalt der Luft 198. CO_2-Gehalt des Wassers 200. Assimilation und CO_2-Konzentration 202. Diffusion der CO_2 204. Bedeutung der Spaltöffnungen 205. Entstehung des Chlorophylls 209. Assimilation und O_2 210. Inaktivierung der Chloroplasten 210. Assimilation und Temperatur 211. Assimilation und Lichtintensität 214. Begrenzende Bedingungen 216. Assimilation und Lichtfarbe 218. Assimilation und Absorption 223. Ausbeute 226. Chlorophyll als Sensibilisator 228.

11. Kapitel. Assimilation des Stickstoffes bei der autotrophen Pflanze 231

Nitrate und Ammonsalze als N-Quellen 232. Stickstoffquellen in der Natur 235. Stickstoffgewinn 235. Stickstoffverlust 236. N-Gehalt der Böden 237. Eiweißkörper 238. Aminosäuren 240. Verarbeitung der Salpetersäure 244. Assimilation des Ammoniaks 245. Eiweißbildung 246. Bildung der Aminosäuren 246. Aufnahme organischer N-Verbindungen 249. Organische Basen 250. Eiweißschwefel 251. Eiweißphosphor, Phytin 251. Lecithine, Cholin 252.

12. Kapitel. Die Verwendung der Assimilate I 252

Lösung der Reservestoffe im Samen 252. Chemie und Formel der Stärke 255. Diastase 258. Chemie der Enzyme 259. Einteilung der Enzyme 264. Katalyse 264. Stärkehydrolyse 267. Zellulose 269. Hemizellulosen 270. Fett 271. Lipase 272. Aleuron 273. Proteasen 273.

Seite

13. Kapitel. Die Verwendung der Assimilate II 275

Andere Reservestoffe 275. Wanderung und Verwandlung der gelösten Reservestoffe 275. Reservestoffe der Stauden 277. Stickstofffreie Reservestoffe 277. Stickstoffhaltige Reservestoffe 277. Reservestoffe der Bäume 278. Reservestoffe der Laubblätter 278. Mobilisierung der Reserven 281. Physikalische Ursachen der Stoffwanderung 283. Diffusionsgefälle 285. Wanderung der Kohlehydrate 288. Wanderung der Eiweißkörper 289. Ziel der Wanderstoffe 291. Veränderung der Wanderstoffe an ihrem Ziel 292. Eiweißregeneration 292. Ansammlung von Amiden 293. Bildung des Fettes 294. Fett in Bäumen 296. Anthocyane 298. Abfallprodukte 299.

14. Kapitel. Stoffwechsel der Heterotrophen 301

Bedürfnis an Aschensubstanzen 301. C-Quellen 301. Elektion von Nährstoffen 305. Stickstoffbedarf der Heterotrophen 306. Enzyme heterotropher Organismen 310. Regulierbarkeit der Enzymbildung 312. Carnivoren 314. Parasiten 318.

15. Kapitel. Die Atmung 323

Oekonomischer Koeffizient und ökonomischer Effekt 324. Methoden des Nachweises der Atmung 326. Atmungsintensität 326. Atmung und Assimilation 329. Kompensationspunkt 330. Atmungsgaswechsel 331. Atmungsquotient 332. Bildung organischer Säuren 333. Fettveratmung 337. Eiweißveratmung 338. Atmung und Licht 339. Atmung und Temperatur 340. Stoffliche Einflüsse auf die Atmung 341. Einfluß des Sauerstoffes 342. Intramolekulare Atmung 343. Atmung als Reaktion an Oberflächen 344. Elektrochemische Atmungstheorie 345. Bedeutung der Atmung 346.

16. Kapitel. Die Gärungserscheinungen. — Atmungsenzyme . . 348

Alkoholgärung 348. Vergärbare Kohlehydrate 349. Stickstoffquellen für die Gärung 352. Gärungsgleichung 352. Chemismus der alkoholischen Gärung 353. Gärungsenzyme 356. Nebenprodukte der Gärung 357. Alkoholische Vergärung der Aminosäuren 358. Einfluß des Sauerstoffes auf die Gärung 359. Atmungsenzyme 361. Autoxydation 364. Dehydrierung 364. Atmungspigmente 366. Entstehung höherer Alkohole bei Bakteriengärungen 368. Anaerobiose 363. Sulfatreduktion 371. Denitrifikation 371. Essigsäuregärung 372. Milchsäuregärung 374. Zellulosevergärung 375. Pektinvergärung 376. Ameisensäurevergärung 371. Verarbeitung N-haltiger organischer Stoffe 377. Harnstoffvergärung 377. Vergärung der Eiweißkörper 378.

17. Kapitel. Oxydation von Schwefelwasserstoff, Wasserstoff, Methan und Ammoniak durch Bakterien. Kohlensäureassimilation ohne Licht und Chlorophyll 379

Schwefelbakterien 379. Purpurbakterien 384. Nitrifikation 385. Wasserstoffoxydierende Bakterien 392. Methanvergärung 393.

18. Kapitel. Stickstoffbindung. Symbiose und Metabiose. Kreislauf des Kohlenstoffes und Stickstoffes 394

Stickstoffbindung durch Clostridium Pasteurianum und Azotobakter 394. Stickstoffbindung durch Leguminosen 399. Symbiose 400. Zyklische Symbiose 403. Rhizothamnien 403. Endotrophe Mykorrhiza 404. Ektotrophe Mykorrhiza 407. Flechten 410. Symbiosen zwischen Tieren und Pflanzen 411. Metabiose 412. Kreislauf der Elemente 413.

Seite

19. Kapitel. Energiewechsel 414

Quellen der Energie 414. Wärmeproduktion 415. Thermophile Organismen 417. Produktion von Licht 421. Elektrische Spannungsdifferenzen in der Pflanze 422. Produktion von mechanischer Energie 424.

Register 426

Berichtigung.

Auf S. 32 ist hinter „Alkohol“ auf Zeile 16 von unten der folgende Satz einzuschieben: Da das Molekulargewicht des Alkohols 46 ist, muß eine 1-proz. Alkohollösung denselben osmotischen Wert haben wie eine 7,5-proz. Rohrzuckerlösung, und wenn z. B. gefunden würde, daß eine Zelle durch 8-proz. Rohrzucker plasmolysiert wird, müßte eine 1,1-proz. Alkohollösung denselben Dienst leisten; man kann aber weder durch diese noch durch Konzentrationen von 1, 2, 3 Proz. Alkohol Plasmolyse erzielen. Er dringt . . . .

I. Teil.

Stoffwechsel.

1. Kapitel.

Einleitung.

Aufgaben der Physiologie. Das Leben der Organismen kann sich nur unter fortwährenden chemischen und physikalischen Veränderungen des Ganzen und seiner Teile abspielen. Unter den Veränderungen, die wir an den lebenden Wesen bemerken, gibt es solche, die sich auch bei leblosen Naturkörpern finden. So werden die Organismen durch die Wärme ausgedehnt, sie werden durch mechanische Einflüsse mehr oder minder deformiert. Derartige rein physikalische oder auch rein mechanische Veränderungen interessieren den Physiologen nur in geringerem Maße; im Vordergrund für ihn stehen vielmehr Veränderungen, die für den Organismus charakteristisch sind, ihn von leblosen Naturkörpern unterscheiden und mit seinem Tode aufhören. Aufgabe der Physiologie ist es, diese Veränderungen festzustellen und auf bestimmte physikalische und chemische Ursachen zurückzuführen. Ihr letztes Endziel ist: nicht nur die einzelnen Veränderungen in der Weise zu erklären, sondern auch die Gesamtheit der Veränderungen, also das Leben selbst, begreifen zu können. Dieses Ziel hat sie noch nirgends, weder im ganzen noch im einzelnen erreicht; ob sie es je erreichen wird, darüber sind die verschiedensten Ansichten laut geworden, ohne daß es bis jetzt gelungen wäre, die einen oder die anderen fest zu begründen. Der Reiz, den die Wissenschaft auf das menschliche Denken ausübt, liegt auch nicht in der raschen Erreichung des Endzieles, sondern in der wissenschaftlichen Arbeit selbst.

Die für den lebenden Organismus charakteristischen Veränderungen sind nun folgende:

1) Am leichtesten wahrzunehmen ist die fortgesetzte Veränderung der Form, die alle Organismen während ihres Lebens erfahren. Aus kleinen, bei äußerlicher Betrachtung einfachen Anfängen vergrößert sich der Organismus in gesetzmäßiger Weise; er wird dabei in der Regel komplizierter, macht eine Entwicklung durch und erzeugt wieder Anfänge zu neuen Organismen, die ihrerseits die gleiche Entwicklung durchlaufen. Wir wollen diese Veränderungen als **Formwechsel** bezeichnen.

2) Nicht bei allen Pflanzen ohne weiteres wahrzunehmen sind dann die Veränderungen der Lage, die Bewegungen, die das Ganze oder seine Teile vollziehen, doch sind sie mit geeigneten Methoden überall nachzuweisen. Wir fassen diese Erscheinungen als **Ortswechsel** zusammen.

3) Bei den Tieren ist endlich die dritte Art von charakteristischen Veränderungen sehr bekannt; sie besteht in der Aufnahme von Stoffen aus der Umgebung, in der Veränderung der aufgenommenen und in der Abgabe umgewandelter Stoffe, also in einem **Stoffwechsel.** Bei den Pflanzen findet ebenfalls ein Stoffwechsel statt, wenn er auch nicht ohne besondere Hilfsmittel zu bemerken ist.

Wir haben also in diesem Buch den Formwechsel oder die Physiologie der Entwicklung, den Ortswechsel oder die Physiologie der Bewegung und den Stoffwechsel oder die chemische Physiologie zu behandeln, und wir beginnen mit dem Stoffwechsel. Wenn wir uns hier auf die Pflanzen beschränken, wollen wir hervorheben, daß mit dem Fortschritt der Kenntnisse die Grenzen zwischen der Physiologie der Pflanzen und der Physiologie der Tiere immer undeutlicher geworden sind, so daß man schon längst an die Bearbeitung einer allgemeinen Physiologie hat gehen können[1]).

Methoden der Pflanzenphysiologie. Sie sind dieselben wie die der Physik und Chemie. Zur Feststellung der Veränderungen bedarf es immer einer möglichst sorgfältigen Beobachtung. Diese genügt aber fast nie, um auch die Ursachen der Veränderungen zu ermitteln. Das Leben der Pflanze spielt sich nur dann ab, wenn ein ganzer Komplex von Bedingungen gegeben ist, und nur selten gelingt es, eine physiologische Beobachtung unter derartigen Umständen anzustellen, daß man mit Sicherheit sagen kann: die Veränderung in der Pflanze tritt nur dann und stets dann ein, wenn in der Umgebung der Pflanze eine einzige Veränderung stattgefunden hat; die letztere ist also die Ursache des Geschehens in der Pflanze. Meistens muß man künstlich dafür sorgen, daß nur ein einziger der vielen auf die Pflanze einwirkenden Faktoren verändert wird, und Beobachtungen, die unter solchen Umständen ausgeführt werden, nennt man Experimente. Die Natur der Organismen bringt es aber mit sich, daß die Experimente in der Physiologie in engere Grenzen gebannt sind als die der Physik und Chemie im allgemeinen. Ein grob physikalisches Experimentieren hat deshalb in der Pflanzenphysiologie nicht selten zu Irrtümern geführt. Ein Beispiel mag das erläutern. Wenn ein Physiker einen dünnen Metalldraht, der am einen Ende befestigt ist und am anderen Ende einen Metallknopf trägt, im Sinne der Schwerewirkung dieses Knopfes gekrümmt findet, so wird er vermuten, die Krümmung des Drahtes sei durch das Gewicht des Knopfes bedingt, und er wird die Vermutung zur Tatsache erheben, wenn sich der Draht nach Entfernung des Knopfes geradestreckt. Die Stiele der Blütenknospen des Mohns sind nun derartig gekrümmt, daß man ihre Krümmung sehr wohl für die Wirkung des Gewichts der Knospe halten könnte. Man hat daher auch dasselbe Experiment gemacht, wie es der Physiker an dem eben genannten Modell der Blütenknospe unbedenklich machen darf, man hat die Knospe entfernt, und tat-

1) Cl. Bernard 1878 Leçons sur les phénomènes de la vie etc. Paris. Verworn 1922 Allg. Physiologie. 6. Aufl. Jena. Pütter 1911 Vergl. Physiologie. Jena.

sächlich streckte sich der Stiel gerade. Man schloß daraus, daß wirklich die Knospe ihren Stiel passiv herabziehe. Als aber VÖCHTING [2]) das Knospengewicht in anderer Weise aufhob, indem er es durch einen Zug nach oben äquilibrierte, blieb der Stiel wie er war; und als schließlich der Zug nach oben noch bedeutend größer gewählt wurde, als der Zug der Knospe nach unten war, blieb der Stiel immer noch in seiner natürlichen Stellung. Aus alledem schließen wir: das Gewicht der Knospe spielt bei der Krümmung keine wesentliche Rolle; entfernen wir aber die Knospe, so bewirkt dieser Eingriff die Geradstreckung des Stieles. Man muß demnach bei allen physiologischen Experimenten mit besonderer Vorsicht darauf bedacht sein, durch die näheren Bedingungen des Experimentes keine neuen Ursachen zu Veränderungen hervorzubringen.

Chemische Beschaffenheit der Pflanze. Die Besprechung des Stoffwechsels setzt die Kenntnis der chemischen Zusammensetzung der Pflanze voraus.

Die Ergebnisse der qualitativen Elementaranalyse pflegt man dahin zusammenzufassen, daß man sagt, von den reichlich 90 Elementen, die auf unserer Erde vorkommen, sind nur wenige als regelmäßiger Bestandteil des Pflanzenkörpers nachgewiesen, nämlich etwa folgende: H, O, Cl, S, N, P, Si, C, K, Na, Ca, Mg, Fe. Der Gewinn an wissenschaftlicher Einsicht, den eine solche Analyse liefert, ist aber um so geringer, als bei dieser Aufzählung die in kleinen Mengen vorkommenden Elemente weggelassen sind. Wenn jemand behaupten wollte, bei richtigem Suchen wird man alle Elemente in der Pflanze nachweisen können, so läßt sich dagegen nicht viel sagen.

Auch die quantitative Elementaranalyse gibt uns keinen tieferen Einblick. Ungleich wichtiger ist der Nachweis der einzelnen chemischen Verbindungen, die in der Pflanze vorkommen. Die Zahl solcher „Pflanzenstoffe" ist eine so fabelhaft große, daß wir nicht daran denken können, sie aufzuzählen. Man wird mit der Zeit vielleicht in jeder Pflanzenspezies oder noch kleineren systematischen Einheit einen oder mehrere Stoffe finden, die nur bei ihr vorkommen; einstweilen kennt man schon viele Stoffe, die für bestimmte Gattungen, Familien etc. charakteristisch sind [3]). Fast alle diese Körper sind aber Nebenprodukte des Stoffwechsels und haben deshalb von seiten der Physiologen nicht die genügende Beachtung gefunden. Wenn wir von den anorganischen Verbindungen, die meistens von außen aufgenommen werden, und auch von den eben genannten organischen Stoffen, die von beschränkter Verbreitung sind, ganz absehen, so bleibt uns immer noch eine große Zahl von organischen Körpern, die in jeder Pflanze gefunden werden. Es sind das die Verbindungen des Kohlenstoffs mit einem oder mehreren der Elemente H, O, N, S, P. Wir geben schon hier eine flüchtige Uebersicht der wichtigsten dieser Substanzen; an eine eingehende chemische Charakterisierung dieser Stoffe können wir nicht denken;

2) VÖCHTING 1882 Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn.

3) So findet, um ein Beispiel aus der neueren Literatur zu erwähnen, KLEIN (1921 Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. I 130 295), daß das bei Pflanzen verbreitete Glykosid Hesperidin innerhalb der Familie der Rubiaceen nur bei bestimmten Arten der Gattung Galium vorkommt, und daß sich die Art Galium mollugo in mehrere, durch verschieden großen Hesperidingehalt unterscheidbare Sippen spalten läßt.

in Einzelfällen wird eine solche später gegeben werden, im allgemeinen aber verweisen wir auf die chemischen und physiologisch-chemischen Handbücher[4]).

1. Organische Säuren. Viele, wie die Oxalsäure, Aepfelsäure, Weinsäure, Zitronensäure, zeigen durch ihren Namen an, daß sie zuerst in Pflanzen gefunden wurden; doch sind sie nicht etwa auf die Pflanzen beschränkt, von denen sie den Namen erhalten haben. Auch die ersten Glieder der Fettsäuren: Ameisensäure, Essigsäure, Propionsäure, Buttersäure, ferner Milch-, Bernsteinsäure usw., auch ungesättigte Säuren sind häufig nachzuweisen.

2. Auch die verschiedensten Aldehyde und Alkohole sind nachweisbar, z. B. auch in grünen Blättern[5]).

3. Von Kohlehydraten nennen wir zunächst die Monosaccharide, die entweder sechs Kohlenstoffatome führen (Hexosen), wie Glukose (Dextrose), Mannose, Galaktose, Fruktose (Lävulose) oder nur fünf (Pentosen), wie Xylose, Arabinose. Ein größeres Molekül haben die Disaccharide, die unter Wasseraufnahme in zwei Moleküle von Hexosen zerfallen, z. B. der Rohrzucker in Glukose und Fruktose, der Milchzucker in Glukose und Galaktose, die Maltose in zwei Moleküle Glukose. Endlich die Polysaccharide, die Stärke, die sich in Maltose, die Zellulose, die sich in das Disaccharid Zellobiose, das seinerseits Glukose liefert, aufspalten läßt; das bei Kampanulaceen und Kompositen verbreitete Inulin, das bei Spaltung Fruktose liefert; das bei vielen Pilzen nachgewiesene Glykogen[6]). Anhangsweise sei als Kohlehydratabkömmling der Aminozucker Glucosamin (besser Chitosamin) genannt, der z. B. als Bestandteil des Chitins in den Zellmembranen vieler Pilze Bedeutung besitzt.

4. Fette. Das sind Ester des Glyzerins, und zwar die Triglyzeride höherer Fettsäuren, zumal der Palmitin-, Stearin- und Oleinsäure. — Die pflanzlichen Wachse sind entweder echte Fette, oder aber Ester einwertiger Alkohole der Fettreihe mit Fettsäuren.

5. Die Aminosäuren, die „Bausteine" der Eiweißkörper, leiten sich von Fettsäuren ab, in denen ein an der C-Kette sitzendes H durch NH_2 ersetzt ist; sie führen also außer der sauren Karboxyl- auch die basische Aminogruppe; z. B. Asparaginsäure = Aminobernsteinsäure, Leucin = Aminoisobutylessigsäure, Alanin = Aminopropionsäure, besonders mit Oxyphenyl vereinigt als Tyrosin auftretend. Histidin ist Imidazolaminoproprionsäure, d. h. eine an einen heterozyklischen Kern gebundene Aminosäure, desgleichen Tryptophan = Indolaminopropionsäure. Diaminosäuren mit 2 NH_2-Gruppen im Molekül, darum von basischem Charakter, sind Lysin = Diaminokapronsäure oder Arginin = Guanidinaminovaleriansäure, oder Ornithin = Diaminovaleriansäure. Vielfach treten auch Aminosäureamide auf, die durch Ersatz des OH im Karboxyl durch NH_2 entstehen, so Asparagin = Aminobernsteinsäureamid oder Glutamin = Aminoglutarsäureamid. (Näheres im Kap. 11.)

6. Die Eiweißkörper gelten als die wichtigsten Bestandteile aller Organismen, so auch der Pflanzen. Sie bestehen aus C, H, O, N, S und eventuell auch P, und heißen in diesem Fall Phosphoproteide. — Als Nukleoproteide (Kossel 1894) bezeichnet man Verbindungen zwischen Eiweißkörpern und Nukleinsäuren, das sind Säuren, die basische Stoffe, verbunden mit einem Kohlehydrat, das seinerseits Phosphorsäure bindet, enthalten. — Glykoproteide heißen P-freie Proteide, welche reich an Kohlehydraten oder Kohlehydratabkömmlingen, z. B. Chitosamin, sind.

Allin nennt Arthur Meyer[7]) einen Eiweißkörper, aus dem seiner Ansicht nach gewisse mikroskopisch sichtbare Inhaltsbestandteile der Zellen bestehen; sie

4) Czapek 1913—21 Biochemie der Pflanzen. 2. Aufl. Jena. Euler 1908/09 Grundlagen und Ergebnisse der Pflanzenchemie. Braunschweig. Hammarsten 1922 Lehrbuch der physiologischen Chemie. 8. Aufl. Wiesbaden. Abderhalden 1920 Lehrbuch der physiologischen Chemie. 4. Aufl. Berlin u. Wien. Grafe 1922 Chemie der Pflanzenzelle. Berlin. Oppenheimer 1922 Grundriß der Physiologie. I. Biochemie. Leipzig. Wehmer 1911 Pflanzenstoffe. Jena. Onslow 1920 Practic. plant biochemistry. Cambridge. Rosenthaler 1923 Grundzüge der chemischen Pflanzenuntersuchung. Berlin.

5) u. a. Franzen 1921 Zeitschr. f. physiol. Chem. **114** 301.

6) Mehr über Polysaccharide in Kap. 12 u. 13.

7) Meyer 1920 Analyse der Zelle. Jena. Hayduck 1922 Bioch. Zeitschr. **128** 568. v. Herwerden 1917 Fol. microb. **5** 19. Schmidt 1920 Bakt. Cbl. II **50** 44. Zikes 1922 ebenda **57** 21.

sollen vielleicht nukleinsäure-, bei manchen Pflanzen auch eisenhaltig sein. — Volutin nennt derselbe Forscher[7]) einen ebenfalls nur mikrochemisch charakterisierten, bei Bakterien und anderen Pflanzengruppen auftretenden Inhaltsbestandteil der Zellen, der mit größtem Vorbehalt als Nukleinsäureverbindung bezeichnet werden darf. Wegen des „aktiven Eiweißes" (Protoprotein) Loews, das als sehr labiler Körper im Protoplasma und Zellsaft lebender Zellen gespeichert sein soll, vgl. die Lit.[8]).

7. Aetherische Oele. Ueber sie sei hier eine ganz kurze Uebersicht gegeben, da später kaum wieder auf sie zurückzugreifen sein wird. Es sind Gemische der vom Chemiker als Terpene zusammengefaßten Körper (meist $C_{10}H_{16}$ d. h. sauerstofffrei), oder deren Alkohole, Aldehyde, Ketone, dann also sauerstoffhaltig. Bestimmte Terpene besitzen eine offene C-Kette, hierher u. a. das Geraniol im Rosenöl. Die typischen Terpene besitzen jedoch einen oder mehrere Kohlenstoffringe, etwa der Alkohol Menthol im Pfefferminzöl oder dessen Keton Menthon. Hierher gehört auch der Kohlenwasserstoff Pinen, der Hauptbestandteil des ätherischen Oels der Nadelhölzer, des Terpentinöls, das, zusammen mit Kolophonium das „Harz" der Nadelhölzer vorstellt[9]). Kampfer ist als ein in diese Gruppe gehöriger Keton sauerstoffhaltig.

Von gleicher Zusammensetzung wie die Terpene ist der aus dem Milchsaft vieler Pflanzen gewonnene Kautschuk $(C_5H_8)x$.

Schwefelhaltige Oele sind die Lauchöle (Sulfide ungesättigter Alkyle) und die verschiedenen Senföle der Kreuzblütler und anderer Pflanzen (Ester der Isothionsäure).

8. Die Alkaloide[10]). Sie sind stickstoffhaltige, stark basische, in der Zelle meist an organische Säuren (z. B. Chinasäure, Apfelsäure usw.) gebundene Stoffe von verschiedener Struktur, auf denen die giftige und Heilwirkung zahlloser Pflanzen beruht. Ihre physiologische Bedeutung ist auch heute noch wenig bekannt und die physiologischen Kenntnisse stehen in gar keinem Verhältnis zu der großen Summe ausgezeichneter Arbeit, die über chemische Konstitution der Alkaloide von den Chemikern geleistet worden ist

9. Glykoside. Betrachtet man die Zucker als Alkohole (Tollens), so wird verständlich, daß sie mit anderen Alkoholen, bzw. hydroxylhaltigen Stoffen zu Aethern, den sog. Glykosiden zusammentreten. Diese können umgekehrt in einen, eventuell auch mehrere Zucker, z. B. Glukose, und nicht zuckerartige Anteile, sog. Aglykone, zerlegt werden. Letztere sind meistens aromatische Stoffe, z. B. Phenole. So zerfällt das Salicin, ein N-freies Glykosid, in Glukose und Saligenin, oder das N-haltige Amygdalin der bitteren Mandel in Glukose, Bittermandelöl (Benzaldehyd) und Blausäure.

Auch manche Farbstoffe der Pflanzen sind Glykoside, so die weit verbreiteten Flavonole (von flavus, gelb), das Quercetin in der Rinde der Färbereiche, das Chrysin in den Knospen der Pyramidenpappel; sie enthalten eine oder mehrere verschiedene Zuckerarten (Glukose, Galaktose, Rhamnose) in einem Molekül und können übrigens auch als Aglykone in der Zelle erscheinen. Diese gehen in der lebenden Zelle durch Wasserstoffanlagerung (Hydrierung) in die Anthocyanidine über, die zwar in aglykonischer Form nicht eben häufig als Farbstoffe in der Zelle uns entgegentreten, wohl aber in Glykosidform, als die allbekannten Anthocyanine, jene schön gefärbten Stoffe, welche die blaue, rote, violette Farbe vieler Blüten und Früchte bedingen, aber auch in vegetativen Organen, jungen Laubblättern, Blutbuchenblättern usw. auftreten. Beachtenswert ist, daß die gleich zu nennenden Katechine (vgl. bei Gerbstoffe, 10) sich nur durch einen Mehrgehalt an Wasserstoff von den Anthocyanidinen unterscheiden, und daß es gelingt, das Cyanin der Kornblumenblüten in gerbstoffrotähnliche Stoffe zu überführen. Möglich ist es also, daß auch in der lebenden Zelle Phloroglucingerbstoffe in Anthocyane übergehen, bzw. umgekehrt[11]). Daß viele andere in lebenden oder toten Zellen vorkommende Farbstoffe chemisch sowie physiologisch gänzlich verschieden sind, ist klar. Die Chlorophylle und Begleitfarbstoffe werden bei der Kohlensäureassimilation besprochen, die Atmungspigmente bei der Atmung der Pflanzen.

8) Loew und Bokorny 1914 Flora **107** 111. Bokorny 1922 Zeitschr. f. allg. Physiol. **20** 74. Fuente 1922 Beih. Bot. Cbl. **39** 352.

9) A. Tschirch 1906 Harze und Harzbehälter. 2 Bde. 2. Aufl. Berlin.

10) Winterstein und Trier 1910 Die Alkaloide. Berlin. Wolffenstein 1922 Die Alkaloide. Berlin.

11) Willstätter 1913—1916 Lieb. Ann. K. Noack 1918 Zeitschr. f. Bot. **10** 561 u. 1922 **14** 1. — Ueber gelbe Blütenfarbstoffe s. Klein 1920 Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien **129** u. 1921 **130**.

10. Gerbstoffe[12]). Stickstofffreie, sauer reagierende Phenolabkömmlinge, die sich mit Eisensalzen, z. B. Alaun, blau oder grün färben und trotz ihrer weiten Verbreitung im Pflanzenreich physiologisch noch wenig bekannt sind. Die Chemiker haben sie neuerdings gut durchforscht und unterscheiden zunächst zwei Gruppen: 1) solche, die leicht spaltbar sind (z. B. durch Fermente, vgl. Kap. 12). Es handelt sich um Ester von Phenolkarbonsäuren untereinander (Depside) oder Zuckerester, z. B. das chinesische Tannin, das sich in Glukose und Gallussäure spalten läßt, oder auch um glykosidische Gerbstoffe (Ellagengerbstoffe). 2) Kondensierte Gerbstoffe (Phloroglucingerbstoffe), deren Bruchstücke Phloroglucin und andere Phenole, meist Brenzkatechin, sind. Hier unterscheiden wir farblose, wasserlösliche, darum im Pflanzenkörper transportierbare Gerbstoffe, die Katechine, von den amorphen, unlöslichen, gefärbten, in welche jene leicht übergehen, den sog. Phlobaphenen oder Gerbstoffroten, auf denen die Rotfärbung vieler Rinden beruht.

Zu einer weiteren Gruppe von Gerbstoffen, die kein Phloroglucin enthalten, gehört der Gerbstoff der Kastanie. Mit ihm verwandt ist der der Eiche.

11. Die Lipoide. Eine weder chemisch noch physiologisch scharf umgrenzte Gruppe von Stoffen, die gleichwohl von größter Bedeutung für das Leben sind. Als Lipoide im weitesten Sinne bezeichnet man alle mit Aether extrahierbaren Stoffe, dazu würden also auch Fette und Fettsäuren gehören. Zu den Lipoiden im engeren Sinne gehören aber zunächst die Phosphatide, ätherlösliche organische Stoffe, die in ihrem Molekül Glyzerinphosphorsäure, sodann einen basischen Stoff, z. B. Cholin und Fettsäurereste führen. Es sind im allgemeinen sehr labile Körper; hierher vor allem die wohl keiner lebenden Zelle fehlenden Lecithine. Auch die Sterine werden zu den Lipoiden gestellt, P-freie Stoffe, in deren Molekül C-Ringe vorhanden sind: Cholesterin, Phytosterine u. a. Hierher auch die pharmazeutisch wichtigen Saponine.

Quantitative Analysen ganzer Pflanzen oder größerer Pflanzenteile sind meist an Nahrungsmitteln ausgeführt worden und für unsere Zwecke nicht sehr interessant, weil sie auf zu wenige Gruppen von Körpern Rücksicht nehmen. Wir geben indes eine kleine Tabelle von solchen Bestimmungen.

	Gehalt in Prozenten der frischen Substanz								
	I	II	III				IV	V	VI
	Wasser	stickstoffhaltige Substanz	Fett (Aetherauszug)	N-freie Extraktivstoffe				Holzfaser	Asche
				Zucker	Dextrin	Amyl.	total		
1. Weizen (Körner)	13,65	12,35	1,75	1,44	2,38	64,09	67,91	2,53	1,81
2. Gelbe Lupine (Samen)	12,88	36,52	4,92				27,60	14,04	4,04
3. Kokosnuß[13])	5,81	8,88	67,00				12,44	4,06	1,81
4. Kartoffelknolle	75,48	1,95	0,15				20,69	0,75	0,98
5. Runkelrübe (Rübe)	87,71	1,09	0,11	6,53		2,73	9,26	0,98	0,95
6. Lauch (Blätter)	90,82	2,10	0,44	0,81		3,74	4,55	1,27	0,82

In der ersten Kolonne ist der Wassergehalt angegeben. Man sieht, daß jeder Pflanzenteil Wasser enthält, daß dieses selbst bei den lufttrockenen Samen oft 12—15 Proz. des Frischgewichtes ausmacht, während bei lebenstätigen Pflanzen mindestens $^3/_4$ der ganzen Masse, meistens beträchtlich mehr aus Wasser besteht. Das Maximum des Wassergehaltes bis zu 98 Proz. treffen wir bei Wasserpflanzen. Die letzte Kolonne belehrt uns, daß Aschenbestandteile in keiner Pflanze

12) Freudenberg 1920 Die Chemie der natürlichen Gerbstoffe. Berlin. Ber. D. Chem. Gesellsch. 1921 **54** 1695 u. 1922 **55** 2420. Vgl. auch v. Wisselingh 1914/15 Beih. Bot. Cbl. **32** 155.

13) Nach Wiesner, Rohstoffe des Pflanzenreiches. 2. Aufl.

fehlen. Diese beiden Kolonnen sind physiologisch brauchbar. Anders verhält sich die Sache mit den Kolonnen II—V. Zur Berechnung der stickstoffhaltigen Pflanzensubstanz wurde der Stickstoff bestimmt und die erhaltene Zahl mit 6,25 multipliziert, weil man annahm, der Stickstoff komme nur im Eiweiß vor, und glaubte, dieses enthalte 16 Proz. Stickstoff. Beide Annahmen treffen nicht zu; das Eiweiß enthält 15—17$^1/_2$ Proz. N und außerdem kommt Stickstoff auch in Aminosäuren und anderwärts reichlich vor. Kolonne II hat also nur beschränkten Wert. Kolonne III gibt an, wieviel Substanz in Aether löslich ist; das sind aber nicht nur Fette, sondern auch Lipoide, Kohlenwasserstoffe, Chlorophyll. Kolonne IV wird durch Abzug aller anderen Kolonnen von 100 als Rest erhalten; in ihr sind aber nicht nur Kohlehydrate, sondern alle Stoffe enthalten, welche in verdünnter ($1^1/_4$-proz.) Schwefelsäure und verdünnter Kalilauge ($1^1/_4$-proz.) löslich sind, denn die Stoffe, welche diesen Reagentien Widerstand leisten, bringt Kolonne V.

Bau der Zelle. Die quantitative chemische Analyse einer Pflanze, auch wenn sie noch viel genauer wäre als die eben besprochenen, kann aber niemals einen Einblick in das chemische Getriebe der Pflanze geben, denn die Stoffe, die bei der Analyse in einem Destillierkolben vereinigt sind, befinden sich in der lebenden Pflanze an bestimmten Orten lokalisiert und können vielfach in keiner Weise aufeinander reagieren. Ein Blick in das Mikroskop zeigt uns ja einen außerordentlich komplizierten Bau in der Pflanze. Nehmen wir eine höhere Pflanze zur Hand, so finden wir jedes beliebige Organ aus zahllosen Zellen aufgebaut, und zwischen diesen Interzellularen, d. h. Räume, die mit Luft erfüllt sind. Das Verhältnis zwischen Zellraum und Interzellularraum ist ein sehr verschiedenes. Bei gewöhnlichen Laubblättern nehmen die Interzellularen etwa den vierten Teil des ganzen Volums ein, während sie bei phanerogamen Wasserpflanzen viel reichlicher sind, bei Meeresalgen umgekehrt fehlen. Im Blatte von Pistia fand Unger[14]) etwa $^2/_3$ aus Interzellularen und nur $^1/_3$ aus Zellsubstanz gebildet. Von dem Inhalt dieser Lufträume in der Pflanze gibt uns die chemische Analyse keine Kenntnis, und doch sind sie für die Pflanze von größter Wichtigkeit. — Doch nicht alle Pflanzen haben einen so komplizierten Aufbau. Betrachten wir z. B. eine mikroskopische Alge, so entspricht ihr ganzer Körper eventuell nur einer einzigen Zelle. Würden wir aber viele Zellen einer einzelligen Alge der chemischen Analyse unterwerfen, so würde diese keine prinzipiell anderen Resultate ergeben, als wir sie oben von kompliziert gebauten Pflanzenteilen bekamen. Es ist nun von Interesse, zu sehen, aus welchen mikroskopisch unterscheidbaren Teilen eine Einzelzelle besteht und wie sich die verschiedenen oben unterschiedenen Pflanzenstoffe in ihr verteilen. Zu dem Zweck bedarf es neben der gewöhnlichen chemischen Analyse der mikrochemischen Reaktionen, von deren Weiterentwicklung die Ausdehnung unserer Kenntnisse auf diesem Gebiete wesentlich abhängt. Auch jetzt schon sind wir in der Lage, eine Anzahl von chemischen Ver-

14) Unger 1854 (Sitzungsber. Wien **12** 367) fand im Blatt von Pistia 71,3 Proz. Interzellularen, im Blatt von Musa 48 Proz. und bei Begonia hydrocotylifolia nur 3,5 Proz. Vgl. auch Aubert 1892 Rev. gén. **4** 276. Lundegardh 1922 Biol. Cbl. **42** 339.

bindungen unter dem Mikroskop zu identifizieren. Wir begnügen uns mit der Anführung der wichtigsten Resultate[15]).

Als Typus einer Zelle betrachten wir die in Fig. 1 dargestellte Zelle von Draparnaldia glomerata, einer Alge des süßen Wassers. Die Zelle ist ein zylindrisches Gebilde, an dem wir drei Hauptteile unterscheiden: 1) die Zellhaut (*m*), die einen Hohlzylinder bildet und die Gestalt der ganzen Zelle bedingt; 2) einen weichen, zähflüssigen Körper, das Protoplasma (*pl*) (Hugo v. Mohl, 1846), das von innen her ringsum an die Zellmembran angepreßt ist und demnach einen geschlossenen Schlauch bildet; 3) den Zellsaft (die Vakuole, *v*) der den übrigen Binnenraum einnimmt. Während man an der Zellhaut und im Zellsaft keine weiteren Strukturen wahrnimmt, treten solche im Protoplasma reichlich hervor. Zuerst unterscheidet man ein ringförmiges, am Rande unregelmäßig eingeschnittenes und grün gefärbtes Band, den Chloroplasten (*ch*). Sodann tritt uns ein kugeliger Körper entgegen, der Zellkern (*n*); schließlich bleibt noch der Rest des Protoplasmas, das Cytoplasma übrig, eine farblose, durchsichtige Masse, die im lebenden Zustand am schwersten zu erkennen ist, in der aber sowohl der Chloroplast wie der Zellkern eingebettet ist.

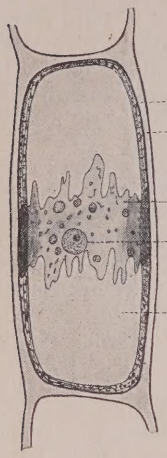


Fig 1. Zelle von Draparnaldia glomerata. *m* Zellhaut, *pl* Protoplasma, *ch* Chloroplast, *n* Zellkern. *v* Vakuole. Vergr. ca. 500.

Die aufgezählten Teile treten uns nun bei der Mehrzahl der Zellen in ähnlicher Beschaffenheit entgegen. Am meisten Unterschiede treffen wir bezüglich des Chloroplasten an, der nur selten die gleiche Gestalt wie bei Draparnaldia hat, meistens viel einfacher gestaltet ist, häufig in Vielzahl in einer Zelle vorkommt, aber auch ganz fehlen kann. — Diese Teile beanspruchen eine sehr verschiedene Wichtigkeit. Zellsaft und Haut treten an Bedeutung hinter dem Protoplasma weit zurück; sie sind Produkte des Protoplasmas. Das Protoplasma aber kann kurz als die lebende Substanz (Joh. v. Müller) bezeichnet werden, denn nur in den Teilen der Pflanze, die Protoplasma enthalten, treten solche Veränderungen auf, die wir als Aeußerungen des Lebens betrachten[16]). Demnach muß uns die chemische Beschaffenheit des Protoplasmas am meisten interessieren, doch machen wir zuvor einige Bemerkungen über die Chemie der Zellwand und des Zellsaftes.

Zellwand. Die Zellwand der lebenden Zelle ist kein chemisches Individuum. Sie enthält stets neben den Kohlehydraten, aus denen sie hauptsächlich besteht, noch Aschensubstanz und Wasser. Die

15) Vgl. Strasburger 1921 Das botanische Praktikum. 6. Aufl. Jena. Schneider 1922 Botanische Mikrotechnik. Jena. Molisch 1923 Mikrochemie. 3. Aufl. Jena. Tunmann 1913 Mikrochemie. Berlin.

16) Ueber die Frage, inwieweit man vielleicht an das Verhandensein „belebter Substanz“ im Zellsaft denken könnte, vgl. Ruhland 1914 Jahrb. wiss. Bot. 54 391. — Die Anschauung, daß auch die Zellhaut als belebtes Organ der Zelle aufzufassen sei, vertritt neuerdings u. a. Hansteen-Cranner, zit. S. 9.

Kohlehydrate, die an ihrem Aufbau beteiligt sind, sind Polysaccharide aus der Zellulosegruppe, außerdem die viel umstrittenen Pektinstoffe[17]), die häufig nur mikrochemisch oder durch mikroskopische Farbreaktionen charakterisiert wurden[18]). Sehr beachtenswert, weil auf sorgfältige, aber noch kritisch zu prüfende chemische Untersuchung gestützt, ist die Anschauung HANSTEEN-CRANNERS[19]), daß die Zellwände der höheren Pflanzen durchsetzt seien von einem Gerüstwerk aus Phosphatiden, welche die der Wand angelagerten Grenzschichten des Protoplasmas aufbauen und von diesen aus die Zellwand durchdringen sollen. Das Wasser aber ist nicht in sichtbare Hohlräume der Zellwand eingelagert, sondern es findet sich als „Quellungswasser oder „Imbibitionswasser“[20]) in feinster Verteilung zwischen den einzelnen kleinsten Teilchen der Wandsubstanz oder in ihnen. Wir studieren an dieser Stelle nicht im Detail den Quellungsprozeß, wir bemerken nur das Folgende: Eine feste chemische Bindung zwischen Wandsubstanz und Wasser existiert nicht, wir können das imbibierte Wasser teilweise mechanisch auspressen oder an der Luft verdunsten lassen; den letzten Rest können wir durch Erwärmen austreiben. Bringt man die ausgetrocknete Wand von neuem mit Wasser in Berührung, so wird dieses mit großer Gewalt aufgenommen, und zwar in einer ganz bestimmten Menge, die übrigens von der Temperatur abhängt. Mit der Wasseraufnahme ist eine Volumzunahme verknüpft und zugleich eine Aenderung wichtiger mechanischer Eigenschaften des Quellkörpers. Wie ein Stück Leim im trockenen Zustande hart und spröde, im gequollenen aber weich und biegsam ist, so verhält sich auch die Zellwand. Frische Stengel von Schlingpflanzen kann man um den Finger wickeln wie ein Seil, im ausgetrockneten Zustand aber sind sie spröde wie Glas. Es leuchtet ein, daß diese Aenderung der Eigenschaften der Zellwand durch Wassereinlagerung für die Pflanze von größter Wichtigkeit ist. — Die Aschenbestandteile der Zellwand sind zum Teil in dem Quellungswasser gelöst, größtenteils aber müssen sie sich in fester Form und in feinster Verteilung zwischen den Kohlehydratpartikeln finden.

Zellsaft. Er besteht der Hauptsache nach aus Wasser, in dem stets eine Menge von organischen und anorganischen Verbindungen gelöst sind, daneben fehlt es in ihm auch nicht an festen Körpern,

---

17) Die Pektose, die Muttersubstanz der Pektinkörper, enthält außer Kohlehydraten (Galaktose, Arabinose, Methylpentose) in ihrem Molekül vollständig mit Methylalkohol veresterte Galakturonsäure (eine Säure, die sich von Galaktose ableitet). Mit dem Alter werden diese Ester allmählich verseift und die freiwerdenden Karboxylgruppen der Säure mit Calcium und Magnesium abgesättigt. CORRENS 1921 Faserforschung **1** 229. Dort auch die ältere Literatur. — Ueber Verkorkung vgl. Kap. 3. Ueber Verholzung Kap. 14.

18) Die Zellhaut der höheren Pilze enthält Chitin (eine Verbindung des Chitosamins [S. 4] mit Essigsäure), verkettet mit den Polysaccharid Paradextran (vielleicht kommen auf 1 Mol. Chitin 4 Mol. Dextran). Sie mag also als „Chitinglykosan“ definiert werden. SCHMIEDEBERG 1920 Arch. f. exp. Pharm. **87** 74; vgl. über Chitin auch KARRER Helv. chim. act. **5** 832; IWANOFF zit. S. 12.

19) 1922 Meld. fr. Norges Landbruksh. 1. Vgl. dazu Kap. 2 und RUHLAND 1923 Zeitschr. f. Bot. **15** 109.

20) Wir wollen hier „Quellungs-“ und „Imbibitionswasser“ nicht unterscheiden. Andere nennen Quellungswasser das an der Oberfläche der kleinen Teilchen oder in diesen gebundene, Imbibitionswasser aber das nicht im Wirkungsbereich der kleinen Bausteine festgelegte Wasser. KATZ 1918 Kolloidchem. Beih. **9** 1.

die durch Ausfällung gelöster Stoffe entstanden sind. — Er reagiert im allgemeinen schwach sauer, seltener alkalisch oder neutral. Wenn auch durch Einlegen von Gewebeschnitten in Lösungen von Farbindikatoren, die im Zellsaft gespeichert werden, festgestellt werden kann, daß oft die Nachbarzellen eines Gewebes, ja oft auch die einzelnen Vakoulen derselben Zelle, verschieden stark sauren Saft haben [21]), so ist doch offenbar ein durchschnittlicher Säuregrad von bestimmtem Ausmaß für die einzelnen Pflanzen oder Gewebe charakteristisch und eine durch experimentelle Eingriffe oder durch ungünstige Standorte bedingte allzustarke Abweichung davon schädlich. — Verwendet man mit Fitting [22]) gefärbte Blumenblätter, etwa des Kranichschnabels, in denen das Anthocyan als natürlicher Indikator dient, so findet man, daß die Zellen unterhalb 20° blau, von 20 bis 40° rot sind, oberhalb 40° farblos. Das beruht darauf, daß der Zellsaft unterhalb 20° alkalisch, bei höherer Temperatur sauer reagiert, während er oberhalb von 40° neutral wird und infolge davon aus dem Farbstoff ein ungefärbtes Produkt hervorgeht [23]).

Protoplasma. Im Protoplasma weist das Mikroskop eine hyaline Grundmasse nach, in welcher die schon genannten Organe, Zellkern und Chloroplasten, außerdem aber häufig eine große Menge von kleinen Körnchen und Tröpfchen — Mikrosomen — eingeschlossen sind, deren chemische Zusammensetzung nur zum Teil bekannt ist. Daß diese Grundmasse, das Hyaloplasma, reichlich Wasser enthält, kann man schon aus den vielfach in ihr beobachteten Strömungserscheinungen entnehmen. Was dann die Grundmasse [24]) selbst betrifft, so befinden sich in ihr stets Eiweißkörper und man bezeichnete früher

21) Ruhland 1914 Jahrb. wiss. Bot. **54** 430. Zimmermann 1923 Zeitschr. f. Bot. **15** 114.

22) Fitting 1912 Zeitschr. f. Bot. **4** 81. Kurt Noack 1918 l. c. **10** 561. Vgl. auch Haas 1916 J. biol. Chem. **27**.

23) Wir gehen hier kurz auf den Begriff der Azidität ein, da wir ihn später noch häufig benutzen werden (Sörensen 1912 Erg. d. Physiol. **12** 393. Michaelis 1922 Prakt. d. physik. Chem. Berlin). Die aktuelle Azidität ist die in Gramm ausgedrückte Zahl von Wasserstoffionen in der Volumeinheit-Lösung. Sie wird gewöhnlich als negativer Logarithmus dieser „Wasserstoffzahl" angegeben, und mit p_H bezeichnet. Im reinen Wasser ist $p_H = 7$, in sauren Lösungen kleiner, in alkalischen größer. Im Zellsaft von Gerstenblättern wurde p_H zu 6 bestimmt, in den mächtigen Vakuolen der Meeresalge Valonia zu 5,9 bis 6, im Zellsaft der Zitrone zu 1,7 (Atkins 1922 Bot. sch. Trin. Coll. Dublin **3** 178; Hoagland 1919 Bot. Gaz. **68** 297; Clavanger 1919 Soil sc. **8** 217; Truog l. c. **7** 469; Haas l. c. **7** 481 u. 1920 **9** 341, u. J. biol. Chem. 1919 **38** 49). Derartige Angaben können übrigens bei unkritischer Arbeitsweise mit Farbindikatoren — Nichtbeachtung des sog. Salz- und Eiweißfehlers — mit vielen Fehlerquellen behaftet sein. — Die potentielle Azidität besagt, wieviel Wasserstoffionen nach Wegnahme der frei vorhandenen noch durch weitere Abdissoziation aus den Bestandteilen der Lösung freigemacht werden können. Lösungen mit hoher potentieller Azidität nennt man auch stark gepuffert; für sie ist kennzeichnend, daß ihre aktuelle, also wirksame Azidität, wenn durch künstliche Eingriffe oder durch den Stoffwechsel neue alkalisch oder sauer reagierende Stoffe in sie hineingelangen, sich nicht wesentlich ändert. In solchen pflegt also die aktuelle Azidität nur innerhalb enger Grenzen zu schwanken; daß es aus diesem Grunde für die Pflanze von Bedeutung ist, daß der Zellsaft eine gepufferte Lösung ist, leuchtet ein. Die Gesamtazidität endlich ist die Summe der aktuellen und potentiellen. — Man ermittelt durch Titrieren diese Gesamtazidität, dann elektro- oder kolorimetrisch die aktuelle, und indem man diese von jener abzieht, findet man die potentielle.

24) Ueber Versuche, die chemische Reaktion des lebenden und toten Protoplasmas kolorimetrisch zu ermitteln, s. Schäde 1923 Jahrb. wiss. Bot. **62** 1. Dazu Ruhland 1923 Ber. Bot. Ges. **41** 252.

und ausnahmsweise auch heute noch das Protoplasma geradezu als gelöstes Eiweiß. Da aber auch der Zellsaft gelöstes Eiweiß enthalten kann, und da das Eiweiß, wenn es aus der Pflanze isoliert ist, nichts mehr von seiner Lebendigkeit bemerken läßt, die doch gerade das Protoplasma interessant macht, unterschied man zwischen lebendem und totem Eiweiß und schrieb das letztere dem Protoplasma zu. Reinke und Rodewald [25]) erwarben sich ein großes Verdienst, als sie ein möglichst reines Protoplasma chemisch genau studierten und fanden, daß es durchaus nicht nur aus Eiweiß besteht. Sie wählten die Plasmodien der Schleimpilze, d. h. nackte, nicht von Zellhaut umschlossene Protoplasmamassen. Diese bestehen zu Dreiviertel aus Wasser. In der lufttrockenen Substanz finden sich ferner noch rund 5 Proz. Wasser und 28 Proz. Calciumkarbonat. Da man beide Körper nicht als die spezifischen Träger der Lebenserscheinungen ansprechen kann, wollen wir von ihnen absehen. In der übrigen Trockensubstanz fanden sich nun eine große Menge der verschiedensten chemischen Verbindungen, und es gelang zu einer ungefähren Schätzung derselben zu kommen.

Es fanden sich:

Phosphorhaltige Eiweißkörper (Plastin und Nuklein)	40	Proz.
Phosphorfreie Eiweißkörper	15	„
Aminosäuren	1,5	„
Fette	12	„
Lecithin	0,3	„
Cholesterin	2	„
Kohlehydrate	12	„
Harz	1,5	„
Salze von anorganischen und organischen Säuren	7	„
Nicht bestimmte oder hier nicht angeführte Stoffe	8,7	„
	100	Proz.

Die Angaben Reinkes und Rodewalds sind durch den Nachweis besonders wertvoll geworden, daß die Eiweißkörper der Plasmodien sich gegen Verdauungsenzyme (Kap. 12) ebenso verhalten wie die Eiweißkörper anderer Pflanzenzellen nach Biedermann (zit. S. 12). Abweichend verhalten sich allerdings die Eiweißkörper der Hefen und gewisser Algen [26]).

Es erhebt sich nun zunächst die Frage: Welche von diesen Körpern gehören wirklich zur lebenden Substanz? Wenn wir oben hervorhoben, daß eine Aufnahme von Körpern eine Umwandlung derselben in der Pflanze und endlich eine Ausgabe gewisser Stoffe, die entbehrlich geworden sind, stattfindet, so müssen wir hinzufügen, daß dieser Stoffwechsel sich in erster Linie im Protoplasma vollzieht. Wir wissen deshalb bei der chemischen Analyse des Myxomycetenprotoplasmas nicht, was von den gefundenen Stoffen zum lebenstätigen Protoplasma gehört und was Stoffwechselprodukt ist. Vom Standpunkt des Morphologen (Mikroskopikers) würde dieselbe Frage mit Arthur Meyer in folgende Fassung zu bringen sein: Es gilt die sog. „ergastischen" Formelemente, die „Ante" Meyers — so nennt dieser

25) Unters. a. d. Bot. Lab. Göttingen 1881 2 1. Reinke, Theoret. Biologie. 1. Aufl. S. 232; ders. 1922 Grundlagen einer Biodynamik. Berlin.

26) Walter 1921 Bioch. Zeitschr. 122 86. Ueber das Plastin Reinkes vgl. auch Lepeschkin 1923 Ber. Bot. Ges. 41 79 u. Meyer Analyse d. Zelle, zit. S. 4.

Forscher mikroskopisch sichtbare Zellgebilde, die während des Lebens entstehen und vergehen — zu unterscheiden von denjenigen, „die sich am Aufbau der Struktur beteiligen und in denen das Wesen der Spezies festgehalten wird". Reinke hat nun allerdings wahrscheinlich gemacht, daß die von ihm untersuchten Plasmodien, da sie eben im Begriff waren, in Fruchtbildung überzugehen, keine unveränderten, von außen eben aufgenommenen Rohstoffe enthalten haben dürften. So gut aber wie in den Samen einer höheren Pflanze Eiweiß, Fett und Kohlehydrate nicht zum Protoplasma gerechnet werden können, sondern als leblose Materialien für den Aufbau der Keimpflanze deponiert sind, so müssen wir einen großen Teil der von Reinke gefundenen Stoffe als solche Reservestoffe betrachten. Zweitens fragen wir dann, ob eine der gefundenen Substanzen mit Recht als spezifischer Träger des Lebens bezeichnet werden kann. Den eigentlichen Eiweißkörpern wird man diese Rolle aus dem Grunde nicht zuschreiben, weil sie bei manchen Organismen so gut wie ganz vermißt werden. Statt ihrer hat man vielfach, z. B. in Laubblättern, bei Pilzen nur Proteide nachweisen können [27]). Da man nun außer Proteiden immer, wenn man danach gesucht hat, auch Lipoide in der lebenden Substanz antraf, hat man die Hypothese aufgestellt, daß innige Gemische, besser vielleicht Adsorptionsverbindungen beider Stoffe [28]) die wesentlichsten Bestandteile der lebenden Substanz sind, wobei nicht zu vergessen ist, daß Gegenwart anderer Stoffe, z. B. Salze (Ionen), in richtiger Menge und Mischung unerläßlich ist, um die Lebenstätigkeit zu ermöglichen. Spezifische Unterschiede zwischen den verschiedenen Organismen mögen dann darauf beruhen, daß jene Proteide artverschieden sind, vielleicht die ihren Eiweißkörpern zugrunde liegenden Aminosäuren spezifisch verschiedene Gemische vorstellen, daß andererseits auch Lipoide artverschieden sein können.

Jedenfalls dürften sich sowohl Proteide wie Lipoide besonders als Träger des Lebens bewähren, da sie außerordentlich labil und wandelbar sind. Hansteen betont neuerdings nachdrücklich, daß die Lipoide so veränderlich sind, daß man zurzeit nicht sicher ermitteln kann, welches ihre Eigenschaften in der lebenden Zelle sind. Man kennt sie bloß im „denaturierten" Zustande, was im Grunde genommen ebenso für Proteide oder manche andere Zellbestandteile gilt. Echte Eiweißkörper würden nach dieser Anschauung nicht als „Träger des Lebens", sondern, sofern sie überhaupt als solche in der lebenden Zelle vorkommen, nur als Reservestoffe anzusehen sein. Wie hypothetisch solche Ueberlegungen sind, ergibt sich ohne weiteres daraus, daß von den genannten Proteiden nicht einmal feststeht, ob es sich um Phospho-, Nukleo-, Glyko- oder andere Proteide handelt, daß ferner der Begriff der Lipoide um so unsicherer wird, je mehr er sich in der physiologischen Literatur breit macht. So ist es denn nicht zu verwundern, daß andere Forscher auch noch andere Stoffe als integrierende Bestandteile der lebenden Substanz auffassen, so Mac Dougal (vgl. unten) Seifen, Schleime, Pentosane, und daß vorsichtige Forscher endlich sich damit begnügen, zu sagen, es stehe nur so viel fest, daß das Protoplasma ein „komplexes chemisch heterogenes System" sei.

Organisation des Protoplasmas. Aber da tritt eine neue Frage auf: Muß denn das Leben an bestimmte Stoffe gebunden sein, die

27) Arthur Meyer l. c., dort die Lit. Winterstein 1901 Ber. Bot. Ges. **19** 34. Iwanoff 1923 Bioch. Zeitschr. **137** 320.

28) Biedermann fand, daß die Eiweißkörper in Pflanzenzellen durch ihre Verankerung an Lipoide vor der verdauenden Wirkung eiweißlösender Enzyme der Tiere geschützt werden, und erst nach Herauslösung der Lipoide oder nach Trennung der Eiweißkörper von den Lipoiden durch koagulierende Mittel der Verdauung unterliegen (Pflügers Arch. 1919 **178** 358 u. 392).

wir als Träger des Lebens bezeichnen, oder kommt das Leben vielleicht durch eine bestimmte Anordnung der an sich leblosen Stoffe zustande? Man hat die Organismen gern mit Maschinen verglichen, und in der Tat liegen zwischen beiden auffallende Analogien vor. Die Leistung der Maschine hängt ja aber nicht in erster Linie von der chemischen Beschaffenheit ihrer Teile, sondern von ihrem Bau, ihrer Anordnung ab. Ob wir eine Maschine aus Messing oder Stahl herstellen, das wird wohl die Dauer und die Präzision beeinflussen, nicht aber die Art ihrer Tätigkeit. Es läßt sich nun nicht leugnen, daß die Annahme, es könnte auch im Organismus mehr auf Größe, Form und Anordnung der kleinsten Teile als auf ihre stoffliche Beschaffenheit ankommen, manches Verlockende hat[29]). Der Vergleich mit der Maschine darf offenbar nicht ins Detail geführt werden. Wegen der Vielseitigkeit der Leistung und wegen des Ueberwiegens der chemischen Vorgänge vor den mechanischen im Protoplasma ist es vielleicht überhaupt zweckmäßiger, einen Vergleich mit einer chemischen Fabrik anzustellen. In einer Fabrik werden im gleichen Raum vielerlei chemische Verwandlungen ausgeführt; viele derselben müssen aber von anderen getrennt werden, wenn das gewünschte Resultat erzielt werden soll. So finden auch im Raum einer Zelle im Protoplasma Oxydation und Reduktion, Aufbau und Abbau statt, und schon aus diesem Grunde muß das Protoplasma eine Organisation haben, es müssen einander widerstreitende Reaktionen isoliert sein.

Ernst Brücke[30]) hat als erster mit Nachdruck eine feinere Struktur im Protoplasma als Ursache seiner Lebensäußerungen gefordert. Er schrieb 1861 (S. 386): „Von den organischen Substanzen, welche in die Zusammensetzung der Zelle eingehen, wissen wir, daß die Struktur ihres Moleküls schon eine sehr komplizierte ist. . . . Aber wir können uns mit einer solchen ... für die Zelle nicht begnügen. Wir können uns keine lebende Zelle denken mit homogenem Kern ... und einer bloßen Eiweißlösung als Inhalt, denn wir nehmen ... Lebenserscheinungen am Eiweiß als solchem nicht wahr. Wir müssen deshalb der lebenden Zelle, abgesehen von der Molekularstruktur der organischen Verbindungen, welche sie enthält, noch eine andere und in anderer Weise komplizierte Struktur zuschreiben, und diese ist es, welche wir mit dem Namen Organisation bezeichnen."

Protoplasma als Kolloid. Um diese Organisation zu ergründen, hat man das Protoplasma mit den stärksten Objektiven studiert, zunächst bei gewöhnlicher Hellfeldbeleuchtung. Auf zoologisch-anatomischer Seite sind Theorien aufgestellt worden, denen zufolge das Protoplasma aus distinkten Elementarteilen bestehen sollte: so aus Körnchen (Granula), aus Fibrillen, die sich netzförmig vereinigen, oder endlich aus kleinen Waben[31]). Von botanischer Seite dagegen wurde hervorgehoben, daß überhaupt keine dauernde, feststehende Struktur im Protoplasma vorkomme, daß vielmehr ein bestimmtes Protoplasma je nach Umständen retikulär, fibrillär, alveolär oder ganz

29) Beachtenswert ist, daß auch die Frage nach der chemischen Natur der Enzyme neuerdings zu einer ähnlichen Antithese geführt hat (Kap. 12).

30) Ernst Brücke 1861 Die Elementarorganismen. Sitzungsber. Wien 44 (II) 381.

31) Bütschli 1892 Unters. über die mikrosk. Schäume u. d. Protoplasma. Leipzig. Janse 1913 Jahrb. wiss. Bot. 52 603.

strukturlos sein könne[32]). Mehr und mehr neigte man dann der namentlich von BERTHOLD[32]), A. MEYER[33]) und A. FISCHER[32]) vertretenen Ansicht zu, wonach das Plasma eine Flüssigkeit ist, in welcher ein Gemenge von hochmolekularen Stoffen gelöst oder suspendiert ist. Und schließlich wurde immer häufiger darauf hingewiesen[34]), daß das Protoplasma eine kolloidale Lösung sei.

Die Bezeichnung „kolloid" und „kristalloid" rührt von GRAHAM her. Für ihn waren die Kristalloide ausgezeichnet durch ihre Fähigkeit, leicht durch Membranen zu diffundieren und Kristalle zu bilden, während den Kolloiden diese beiden Eigenschaften abgehen sollten. Wir wissen heute[35]), daß es nicht kristalloide und kolloide Körper, sondern nur solche Zustände gibt, d. h. daß ein und dieselbe chemische Verbindung je nach Umständen im kristalloiden und kolloiden Zustand auftreten kann (Seifen sind z. B. in Wasser, d. h. auch im Zellsaft, kolloidal, in Alkohol kristalloid gelöst; dgl. u. a. Tannin), und wir wissen außerdem, daß Diffusion und Kristallbildung nicht in erster Linie zur Charakterisierung der beiden Zustände dienen können. Vielmehr hat sich gezeigt, daß Lösungen von Kristalloiden in Wasser eine Veränderung des Gefrierpunktes, der Dampfspannung, des Siedepunktes herbeiführen, die bei kolloidal gelösten Stoffen nur in bescheidenem Maße beobachtet wird.

Um nun die Frage behandeln zu können, mit welchem Recht man das Protoplasma als kolloidale Lösung anspricht, müssen wir uns mit den allerwichtigsten Eigenschaften solcher Lösungen[36]) vertraut machen: Ob man eine Lösung kolloidal nennt, hängt wesentlich von der Größe der im Lösungsmittel, dem sog. Dispersionsmittel vorhandenen Teilchen, die man in ihrer Gesamtheit auch als disperse Phase benennt, ab, gleichgültig ob diese Teilchen Moleküle oder Molekülverbände sind[37]). Beträgt der Teilchendurchmesser mehr als 0,2 μ, so spricht man von Suspensionen. Sind andererseits die einzelnen Teilchen kleiner als 0,001 μ, so hat man Moleküle bzw. Ionen kristalloid gelöster Stoffe anzunehmen, d. h. kristalloide, molekular- oder iondisperse Lösungen. Zwischen Suspensionen und molekular- bzw. iondispersen Lösungen stehen nun die kolloidalen Lösungen, mit jenen durch Uebergänge gleitend verbunden. Der Durchmesser ihrer Teilchen schwankt zwischen 0,001 und 0,2 μ. Man nennt sie auch Sole oder Hydrosole, wenn, wie z. B. in den Zellen der Organismen, Wasser das Dispersionsmittel ist. Die größten Teilchen kolloidaler Lösungen können unter Umständen noch mit dem gewöhnlichen Mikroskop gesehen werden, in der Mehrzahl der Fälle aber wegen ihrer zu geringen Größe nicht, und müssen dann ultramikroskopisch gesucht werden. Dann heißen sie ultramikroskopisch, und zwar submikroskopisch, wenn das Ultramikroskop sie dem Forscher zeigt; sind sie aber auch dazu zu klein, so werden sie amikroskopisch genannt. Die Grenze der ultramikroskopischen Sichtbarkeit liegt in den günstigsten Fällen bei einem Teilchendurchmesser von 0,006 μ; die ultramikroskopische Sichtbarkeit ist aber an die Bedingung gebunden, daß der Brechungsindex der Teilchen von dem des Dispersionsmittels hinreichend abweicht.

---

32) BERTHOLD 1886 Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig. KLEMM 1895 Jahrb. wiss. Bot. **28** 627. A. FISCHER 1899 Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena. DEGEN 1905 Bot. Ztg. **63** 163.

33) A. MEYER 1895 Untersuch. über die Stärkekörner. Jena. (Vgl. auch Ber. Bot. Ges. **24** 340.)

34) Vgl. BOTTAZZI 1912 WINTERSTEINS Handb. d. vergl. Physiol. **1**. Jena. LEPESCHKIN 1911 Ber. Bot. Ges. **29** 181 und die gesamte neue Kolloid-Literatur.

35) W. OSTWALD 1911 Grundriß der Kolloidchemie. 2. Aufl. Dresden. FREUNDLICH 1922 Kapillarchemie. 2. Aufl. Leipzig. HÖBER 1922 Physikal. Chemie d. Zelle. 4. Aufl. Leipzig. BOTTAZZI zit. in 34. ZSIGMONDY 1922 Kolloidchemie. Leipzig.

36) ZSIGMONDY l. c.

37) Als Beispiele für kolloidale Lösungen, deren Einzelteilchen keine Molekülkomplexe, sondern riesige Moleküle sind, seien Eiweißlösungen oder die Lösungen gewisser Farbstoffe genannt (ZSIGMONDY 1921 Zeitschr. f. physik. Chemie **98** 14).

Während der Kolloidforscher eine rationelle Einteilung kolloidaler Lösungen auf Grund ihres chemischen Charakters anstreben muß, genügt für unsere Zwecke die Einteilung in lyophobe und lyophile Kolloidlösungen[38]). Als Beispiel für die ersteren kann eine kolloidale Lösung von Tonerde, als Beispiel für die zweiten eine solche von Eiweiß dienen. Bei ersteren machen sich nur kapillarchemische, d. h. Oberflächenwirkungen zwischen Teilchen und Dispersionsmittel geltend, bei letzteren außer solchen auch noch chemische Wechselwirkungen, Aufnahme von Wasser in die Moleküle oder Molekülverbände[39]), Ionenabspaltung, wie das z. B. für kolloidgelöste Eiweißteilchen gilt usw. Wasserhüllen um die Teilchen wird man bei beiden Sorten von Hydrosolen annehmen müssen, desgleichen elektrische Ladung der Teilchen. Während aber die Teilchen der lyophoben Lösungen schon durch geringe Salzzusätze (entgegengesetzt geladene Ionen) ihre Ladung verlieren, um beim sog. isoelektrischen Punkt, wenn die Ladung gleich 0, und die Oberflächenspannung maximal geworden ist, auszuflocken, und zwar irreversibel „auszuflocken", — und erst bei neuer Zufuhr von chemischer oder elektrischer Energie wieder Hydrosole bilden —, werden die Teilchen der lyophilen Kolloidlösungen erst durch viel größere Salzzusätze „ausgesalzen", und diese Aussalzung ist reversibel (ohne Energiezufuhr rückgängig zu machen). Ferner ist bei den Lyophoben der elektrische Ladungssinn stets derselbe: kolloidales Eisenoxyd oder Aluminiumoxyd wandert stets zur Kathode, kolloidale Kieselsäure stets zur Anode. Lyophile Eiweißteilchen aber können umgeladen werden; ihr isoelektrischer Punkt liegt bei schwach saurer Reaktion. Geht die Reaktion nach der alkalischen Seite, so wird das Eiweißmolekül vorwiegend Kation, im anderen Fall Anion. Bemerkenswert ist weiter, daß nur bei den lyophoben Systemen die innere Reibung und die Oberflächenspannung wesentlich von der des Lösungsmittels im reinen Zustand abweicht. Für unsere biologischen Zwecke von besonderer Wichtigkeit ist es endlich, daß nur lyophile Systeme befähigt sind, sich in Gele zu verwandeln, d. h. gallertartige Konsistenz anzunehmen. — Die Micellen büßen dabei ihre freie Beweglichkeit mehr und mehr ein, bis schließlich nur noch Beweglichkeit innerhalb der Elastizitätsgrenze möglich ist. Sie treten zu größeren Verbänden zusammen, bilden Gerüst-, endlich Wabenwerke, und wenn dieser Fall erreicht ist, so ist in dem gesamten System die vorher als Dispersionsmittel vorhandene Phase zur dispergierten Phase geworden, und umgekehrt. In anderen Fällen ist allerdings von einem solchen Gerüst- oder Wabenwerk nichts zu sehen, und das ganze Gel ist optisch homogen. Geht nun weiter Wasser verloren, so kann endlich das Gel ganz eintrocknen, um bei genügender Wasserzufuhr wieder zum Hydrosol zu werden.

Betrachtet man nun lebendes Protoplasma mikroskopisch und sieht man seine homogene Grundmasse durchsetzt von allen möglichen kleineren und größeren Körnchen und flüssigen Tröpfchen, nimmt man dann das Ultramikroskop zu Hilfe und beobachtet man, daß auch die bei gewöhnlicher mikroskopischer Betrachtung homogen aussehende Grundmasse häufig noch Submikronen enthält[40]), so leuchtet ein, daß man solches Protoplasma, wie es gewöhnlich vorliegt, nicht als einfache kolloide Lösung betrachten darf, vielmehr ist es ein Mischding zwischen Suspension, kolloider lyophiler und lyophober Lösung, die auch kristalloid gelöste Stoffe enthält. Was davon nun wirklich integrierende Bestandteile der lebenden Substanz sind, wissen wir nicht, wohl aber hilft die Beobachtung weiter, daß in bestimmten Fällen lebenstätiges Protoplasma vorkommt, das auch bei ultramikro-

38) Sörensen 1919 Zeitschr. f. physiol. Chemie **103** 1.

39) Die Grundlagen dieser Anschauung stammen von Nägeli. Er nennt die ultramikroskopischen Molekülverbände kolloidaler Lösungen Micellen; seine Anschauung, daß Micellen winzige Kristalle sind, ist mit modernen Methoden für viele Fälle bestätigt worden. Die Micellen sind stets von Wasserhüllen umgeben, im übrigen aber massiv erfüllt. Sie können zu Micellverbänden zusammentreten, indem sie entweder zu Teilchen zusammenflocken, die mit Dispersionsmittel durchsetzt sind, oder auch durch „Sammelkristallisation" zu größeren quellbaren Kristallen, den sog. Kristalloiden, heranwachsen. — Mecklenburg unterscheidet in kolloidalen Lösungen Primärteilchen, die solid, im übrigen aber entweder fest oder flüssig sind, — wir können danach Nägelis Micellen auch als kristallinische Primärteilchen definieren, — von Sekundärteilchen, die durch Zusammenflockung von Primärteilchen unter Einschluß von Dispersionsmittel entstehen. Primärteilchen und Micellen sind ultramikroskopisch, Sekundärteilchen, Micellenverbände sind häufig mikroskopisch sichtbar (so die bekannten Eiweißkristalloide in Reservestoffbehältern).

40) Gaidukow 1910 Dunkelfeldbeleuchtung und Ultramikroskop. Jena. Diese Submikronen zeigen die bekannte Brownsche Bewegung. Vgl. auch Price 1914 Ann. of Bot. **28** 601. Neumann 1923 Beih. Bot. Cbl. **40** 141.

skopischer Betrachtung vollkommen homogen erscheint. Jene sichtbaren Teilchen brauchen also nicht unbedingt zum „Wesen der Struktur“ zu gehören, können vielmehr auch transitorische, mehr minder unwesentliche Einschlüsse sein. Da nun weiter jene Stoffe, wie oben ausgeführt, welche das Protoplasma zum großen Teil zusammensetzen, Proteide, Lipoide erfahrungsgemäß in lyophil-kolloidaler Form gelöst vorkommen, dürfen wir sagen, daß lebendes Protoplasma im einfachsten Fall eine lyophil-kolloidale, optisch leere Lösung sein kann[41]). Wenn die kolloidal gelösten Teilchen auch ultramikroskopisch vielfach nicht gesehen werden können, so kann das vielleicht an ihrer zu geringen Größe liegen, wahrscheinlicher aber ist es, daß ihr Brechungsindex nicht sehr verschieden von dem des Dispergierungsmittels ist und sie sich deshalb dem optischen Nachweis entziehen.

Aber nicht sowohl die Erhaltung eines gewissen kolloidalen Zustandes, vielmehr eine gewisse Veränderlichkeit, deren Notwendigkeit wir beim Aufbau der lebenden Substanz voraussetzen dürfen, wird durch den kolloidalen Zustand gewährleistet. Wie in den toten Hydrosolen, so werden auch im lebenden Protoplasma, infolge von verschiedenen Einflüssen, Aenderung der chemischen Reaktion, des Salzgehaltes, der Temperatur usw., Verringerungen des Dispersitätsgrades, Zusammenlagerung der Teilchen zu sekundären Teilchen (Pektisation) möglich sein. Solche Zusammenlagerung mag unter Einschluß von Dispersionsmittel erfolgen, so daß letzteres lokal zur dispersen Phase wird. Umgekehrt kann auch eine Wiederauflösung solcher Zusammenlagerungen, sog. Peptisation, erfolgen, und damit Vergrößerung des Dispersitätsgrades. Solche Veränderungen, die natürlich mit einer Aenderung physikalischer Konstanten, etwa Zähigkeit, Lichtbrechung usw. Hand in Hand gehen, brauchen nicht im ganzen Protoplasma einer Zelle vor sich zu gehen; Schlierenbildungen, die dem Mikroskopiker geläufig sind, mögen auf lokal in der Zelle wechselndem Dispersitätsgrad beruhen[42]). — Es leuchtet ein, daß jene eben genannte Pektisation, falls sie starke Grade annimmt und auf die ganze lebende Substanz einer Zelle übergreift, endlich das Protoplasma zu einer Gallerte machen muß. Tatsächlich sind ja auch die dem Biologen bekannten Uebergänge des Protoplasmas aus flüssiger Konsistenz in rahmartigen, zähflüssigen, sodann wachsartigen Aggregatzustand, wie er uns etwa im Protoplasma der Schleimpilze, die in den Ruhezustand übergehen, entgegentritt, nichts anderes als Uebergänge eines lyophilen Sols in ein Gel. Und wenn ein solches Protoplasma endlich ganz austrocknet, um gegebenenfalls wieder unter Wasseraufnahme in den lebenstätigen Zustand überzugehen, so haben wir hierin eine Parallelerscheinung dazu, daß auch ein totes lyophiles Sol austrocken und wieder durch Wasseraufnahme in den früheren flüssigen Zustand zurückgebracht werden kann. — Dem Oberflächenhäutchen lebenstätiger Protoplasten wird man eine mehr oder minder gelartige Konsistenz zuschreiben, desgleichen den Geißeln, die als Bewegungsorgane bei Spermatozoiden, Bakterien, Flagellaten, Algen- oder Pilzschwärmern dienen.

Viskosität. Aus diesen Ausführungen geht hervor, daß eine sehr wichtige physikalische Konstante des Protoplasmas die Viskosität ist. Je zäher die lebende Substanz, um so mehr Reibungsarbeit muß geleistet werden bei Strömungserscheinungen und anderen Vorgängen, die mit Verschiebungen der Teilchen einhergehen. Diese Arbeit besteht offenbar in elastischer Deformierung der Wasserhüllen der aneinander vorbeigleitenden Teilchen, falls diese einigermaßen dicht gelagert sind. Es ist HEILBRONN[43]) gelungen, die Viskosität messend zu verfolgen, zuerst an der Größe des Reibungswiderstandes im Protoplasma fallender Stärkekörner. Die Fallgeschwindigkeit ist um so größer, je kleiner jener Widerstand, und so läßt sich aus dem Verhältnis der Fallgeschwindigkeit im Wasser und im Protoplasma dessen Viskosität berechnen. Sie ist unter anderem abhängig von der Temperatur und

41) ARTHUR MEYER l. c.

42) Besonders beachtenswert ist es, daß durch leichten Druck, durch Einwirkung von Alkalien usw. ein zuvor homogenes Protoplasma, ohne abzusterben, schaumig werden kann; die entstandenen Strukturen können nach einiger Zeit wieder schwinden. Auch bei der Abtötung können sich ähnliche Strukturen bilden. Denn, wie FISCHER gezeigt hat, wirken die zum Fixieren verwendeten Reagentien fällend auf die Eiweißkörper des Protoplasmas, und man hat es in der Hand, durch Verwendung verschiedener Fixiermittel den Bau des Protoplasmas verschieden darzustellen. Die beim Abtöten erzeugten Strukturen sind natürlich irreversibel.

43) HEILBRONN 1914 Jahrb. wiss. Bot. **54** 357 u. 1922 **40** 212. Vgl. noch WEBER 1922 Ber. Bot. Ges. **40** 212. FREUNDLICH u. SEIFRIZ 1923 Zeitschr. f. physik. Chemie **104** 233. (Hier wird auf die Notwendigkeit der Unterscheidung von Elastizität und Viskosität von Solen hingewiesen und erstere mittels HEILBRONNs Methodik untersucht.)

steigt schließlich mit dieser so weit an, daß die Stärkekörner nicht mehr dem Zug der Schwere folgen. Waren diese Untersuchungen an zellhautumkleideten Zellen angestellt, so wurden später nackte Schleimpilzprotoplasten, in welche kleine Eisenstäbchen eingeführt waren, unter dem Mikroskop in ein magnetisches Feld gebracht und untersucht, bei welcher Intensität eines Stromstoßes die Stäbchen eben eine bleibende Lageänderung erfuhren. Die Viskosität schwankt bei verschiedenen Schleimpilzen zwischen 10 und 18, die des Wassers gleich 1 gesetzt. Die äußeren Partien des Protoplasmas können alle Werte bis zur Zähigkeit eines Gels durchlaufen; sie dienen als Schutzhülle, indem sie ihre Viskosität je nach der Lebenslage ändern und so die Bedingungen für zentrale Partien mehr minder konstant halten. Narkotika erhöhen die Viskosität bei starker, verringern sie bei schwacher Einwirkung. Erniedrigung der Temperatur von 17 auf 12°, desgleichen Erhöhung von 17 auf 33° senken die Viskosität. Gegenreaktionen der lebenden Substanz kompensieren diese Veränderungen wieder. Heilbronn wirft die Frage auf, ob die Viskosität eine Eigenschaft sei, die für Organismen im selben Entwicklungszustande und bei gleicher Lebenslage ebenso charakteristisch sei wie morphologische Eigenarten, und deshalb mit Zähigkeit bei Veränderung der Lebenslage festgehalten wird. — Es sei noch bemerkt, daß nach Heilbronn das spezifische Gewicht des Schleimpilzprotoplasmas 1,03—1,04 beträgt[44]).

Protoplasma als Mischkolloid. Suchen wir nun noch diese kolloidchemischen Anschauungen mit den früher besprochenen Ergebnissen der chemischen Analyse zu verquicken, so kommen wir zur Vorstellung, daß die lebende Substanz vielleicht besteht aus Proteiden und Lipoiden[45]), in lockerer Verbindung, welche als disperse Phase umgeben von den für den lyophilen Zustand charakteristischen vergleichsweise mächtigen Wasserhüllen im Lösungsmittel schweben, das seinerseits kein reines Wasser ist, sondern alle möglichen anderen Stoffe, Salze bzw. deren Ionen, auch organische Stoffe enthält; so wird einerseits der für die lebende Substanz wichtige Zustand erhalten, andererseits auch die nötigen als reversibel zu denkenden Zustandsänderungen, die mit den Lebensleistungen parallel gehen, gewährleistet. Da die Teilchen aus verschiedenen miteinander verbundenen Stoffen bestehen, würde das Protoplasma ein sog. Mischkolloid lyophiler Art sein. — Daß Mac Dougal nicht nur Proteiden und Lipoiden, sondern zumal auch Seifen, sowie Schleimen einen wesentlichen Anteil am Aufbau der lebenden Substanz zuspricht, ist schon gesagt, und wir wollen jetzt noch hinzufügen, daß es eben jenes starke Hydratisierungsvermögen dieser Stoffe ist, welches diesen Forscher zu dieser Hypothese verleiten, während er die Lipoide wegen geringeren Hydratisierungsvermögens als weniger wichtig betrachtet[46]). A. Meyer führt den kolloiden Zustand des Protoplasmas wesentlich auf Eiweißkörper zurück, — wie denn überhaupt zu betonen ist, daß auch tote Reservestoffe, also transitorische Bestandteile, sehr wohl einen wesentlichen Anteil an der kolloiden Natur des Protoplasmas haben können.

Noch ein weiterer Schluß, den viele Forscher ziehen, sei hier kurz erwähnt: Zwischen den kolloidreichen Teilchen und dem kolloidfreien oder wohl besser -armen Dispergierungsmittel herrscht eine Oberflächenspannung und nach einer physikochemischen Lehre (Gibbssches „Theorem“) werden sich die oberflächenaktivsten Bestandteile der kolloidreichen Phase, das sind die Lipoide, an der Oberfläche jedes Teilchens und des ganzen Systems kraft ihrer Oberflächenaktivität ansammeln[47]).

---

44) Wegen einer großen Zahl weiterer Untersuchungen über die Viskosität sei auf F. Weber (1913 Naturw. Wochenschr. **21** 113) verwiesen. Vielfach wurden andere Methoden, z. B. Einwirkung von Fliehkräften auf das Protoplasma, verwendet (vgl. u. a. W. Zimmermann 1923 Zeitschr. f. Bot. **15** 113). Uebrigens liegen auch Studien über Aenderungen der Zellsaftviskosität vor, die mit dessen Gehalt an kolloidalem Eiweiß oder Gerbstoffen wechselt.

45) Durch Zusatz stark oberflächenaktiver Stoffe zu diesem „Lipoplasma“ (Tschirch) kann die jedem Mikroskopiker geläufige tropfige „Entmischung“ herbeigeführt werden, indem die Lipoide, seien es nun solche im engeren Sinn, seien es Fette oder Fettsäuren in großen Tropfen aus dem Protoplasma austreten, unter Sprengung jener Additionsverbindungen. Durch mikroskopische Beobachtung kann es natürlich nicht gelingen zu entscheiden, inwieweit es sich hier um Reservestoffe oder um Lipoide, welche für die Natur der lebenden Substanz integrierend sind, handelt.

46) Am. Journ. Bot. 1921 **8** 296.

47) z. B. Walter l. c. Die Erfahrungen der Physikochemiker sind aus Beobachtungen an der Oberfläche: Lösung — Luft abgeleitet. Da es sich in der Zelle keineswegs um diese Oberflächen handelt, bezweifelt Ruhland mit Recht, daß der Schluß, Lipoide müßten sich an der Oberfläche ansammeln, zwingend ist (u. a. 1923 Zeitschr. f. Bot. **15** 112).

So werden Häutchen aus lipoiden Massen sowohl um die ganze lebendige Substanz der Zelle herum als auch um ihre kleinsten Teilchen ausgespannt sein und vielleicht für den Durchtritt von Stoffen ins Innere des Protoplasmas und seiner Teilchen maßgebliche Bedeutung haben (Kap. 2). So gelangen wir zur Ansicht der Forscher, welche die äußere Oberfläche des Protoplasmas aus Lipoiden aufgebaut wissen wollen; andere postulieren als Bausteine der äußeren Schichten Proteide und Lipoide, noch andere wesentlich Eiweißkörper im weitesten Sinne, und die vorsichtigsten werden diese Frage für offen halten.

Die Ausführungen über Chemie und Struktur des Protoplasmas gelten für das Gesamtprotoplasma, also ebensowohl für das Cytoplasma wie für das Protoplasma des Kernes[48]) und der Chloroplasten[49]). Denn auch Kern und Chromatophoren sind lebendige Glieder der Pflanze, sind Organe des Protoplasmas.

---

2. Kapitel.

Die osmotischen Eigenschaften der Zelle[1]).

Osmose. Zur Untersuchung der Stoffaufnahme gehen wir von der Betrachtung der Einzelzelle aus. Wenn diese nackt ist, wie z. B. bei den Schleimpilzen, so kann sie auch feste Körper umfließen und damit ins Innere aufnehmen; in der großen Mehrzahl der Fälle aber macht die Zellhaut das Eindringen fester Körper unmöglich, und die Pflanze ist auf flüssige bzw. gelöste Nahrung angewiesen. In der Natur handelt es sich fast ausschließlich um die Aufnahme von Wasser und von im Wasser gelösten festen oder gasförmigen Substanzen. Daß nun das Wasser sowohl in die Zellhaut wie in das Protoplasma eindringen kann, ist klar, da beide, wie wir sahen, selbst wasserdurchtränkt sind. Eine andere Frage ist die nach der Aufnahme der gelösten Körper; diese ist nicht ohne weiteres selbstverständlich, und tatsächlich können auch nicht alle wasserlöslichen Substanzen ins Innere der Zelle gelangen. Wenn wir fragen, ob das an den Eigenschaften der Zellhaut oder des Protoplasmas liegt, so müssen wir zunächst die physikalischen Gesetze der Diffusion und der Osmose besprechen; denn in diese Kategorie von Erscheinungen haben wir die Vorgänge bei der Stoffaufnahme der Zellen einzureihen.

Es ist bekannt, daß zwei miteinander mischbare Flüssigkeiten oder Lösungen, z. B. Alkohol und Wasser oder Wasser und wässerige

---

48) Daß die nach ihrem Vorkommen im Zellkern sog. Nukleoproteide (S. 4) lediglich im Kern, nicht im Cytoplasma vorkommen, ist mindestens unbewiesen. Daß sie auch Reservestoffe sein können, lehrt u. a. die Erfahrung, daß die vermutlich aus ihnen aufgebauten Kernkörperchen bei der Kernteilung verbraucht, nachher wieder gebildet werden (Meyer l. c.; vgl. auch Pratje 1921 Z. f. d. ges. Anat. I **62** 171). Interessant ist, daß mikrochemische Untersuchungen darauf hindeuten, daß die Stoffe, die die Zellkerne verschiedener Pflanzen aufbauen, verschieden sind (Biedermann 1919 Pflügers Arch. **178** 358).

49) Ueber den Gehalt der Chlorophyllkörner an Eiweißstoffen und an Lipoiden vgl. Molisch 1916 Zeitschr. f. Bot. **8** 124; Meyer 1918 Flora **11/12** 85; Liebaldt 1913 Zeitschr. f. Bot. **5** 65; Biedermann 1918 Flora **11/12** 560. (S. auch Kap. 9.)

1) Man vgl. auch: Höber 1922 Physikalische Chemie der Zelle. 4. Aufl. Leipzig Livingston 1903 Role of diffusion and osmotic pressure in plants. Chicago.

Kupfervitriollösung, wenn sie vorsichtig in einem hohen Glaszylinder übereinandergeschichtet werden, zunächst zwei deutlich voneinander getrennte Massen darstellen. Bald aber schwindet die scharfe Grenzlinie zwischen beiden, indem Kupfervitriolmoleküle in das Wasser und umgekehrt Wassermoleküle in die Kupfervitriollösung zu wandern beginnen. Diese unter dem Namen Diffusion bekannte Stoffwanderung ist durch die ungleiche Verteilung von Stoffen im Raume bedingt, und sie geht so lange, bis eine völlige Vermischung stattgefunden hat, bis also die Flüssigkeitsmasse eine einheitliche geworden ist, überall die gleiche Konzentration hat. Wenn nun aber die Diffusion sich an zwei Flüssigkeiten vollzieht, die nicht frei aneinander grenzen, sondern durch eine poröse Wand getrennt sind, so spricht man von Osmose. Wählen wir wieder Wasser und wässerige Kupfersulfatlösung; bringen wir diese in den Schenkeln einer U-förmig gebogenen Glasröhre unter und trennen sie durch eine Scheidewand (*s* Fig. 2) aus tierischer Blase oder Pergamentpapier, so fällt sofort auf, daß die beiden Stoffe nicht gleichmäßig durch diese Wand hindurch können, vielmehr das Wasser in größeren Mengen zum Kupfersulfat eindringt als umgekehrt dieses zum Wasser. Die Folge muß natürlich eine Zunahme der Flüssigkeit auf der Kupfervitriolseite, eine Abnahme auf der Wasserseite sein. Dasselbe Resultat würden wir bei Verwendung beliebiger anderer Salze oder von Alkohol an Stelle des Kupfervitriols erhalten. Daß aber der Erfolg wesentlich von der Beschaffenheit der trennenden Membran abhängt, zeigt ein Versuch mit einer dünnen Kautschukhaut zwischen Alkohol und Wasser; in diesem Falle geht mehr Alkohol als Wasser durch die Wand hindurch. Das Endresultat aller solcher Versuche ist aber, solange die trennende Wand permeabel für beide Körper ist, immer eine völlige Vermischung, so daß also auf beiden Seiten der Wand gleiche Konzentration herrscht. Die wasserdurchtränkte Zellmembran verhält sich nun wie Pergamentpapier oder tierische Blase, setzt also dem Durchdringen von Wasser einen geringeren Widerstand entgegen als dem der Salze; mit der Zeit vermögen aber doch auch diese durch sie zu passieren, und nur für großmolekulare Körper wie Gummi, Eiweiß, Kongorot usw. ist die Zellhaut schwer oder gar nicht permeabel.

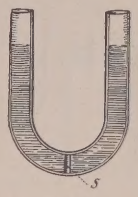


Fig. 2.

Die osmotischen Eigenschaften des Protoplasmas weichen dagegen von denen der Zellhaut ab und erinnern an solche, die man an den sog. semipermeablen Membranen beobachtet hat. Diese sind nämlich für gewisse Stoffe, z. B. für viele Salze, Zucker, schwer permeabel, während sie von Wasser leicht durchdrungen werden. Setzt man also eine solche semipermeable Membran an Stelle der Wand im Versuch Fig. 2, so tritt zwar das Wasser zum Kupfervitriol, aber fast nichts von diesem zum Wasser. Es kann daher unter diesen Umständen auch nie zu einer endlichen gleichmäßigen Vermischung beider Flüssigkeiten kommen, es bleibt eine einseitige Ansammlung des einen Stoffes bestehen. Semipermeable Membranen treffen wir in den sog. „Niederschlagsmembranen“ an, die bei der Berührung wässeriger Lösungen, z. B. von Ferrocyankalium und Kupfervitriol oder von Tannin und Leim entstehen. Die auftretenden Fällungen, das Ferrocyankupfer und der „gerbsaure Leim“, lassen sich

nun wohl in Form von Häuten gewinnen, die an Stelle der Scheidewand in Fig. 2 eingesetzt werden könnten, aber so zerbrechlich sind, daß sie zum Experimentieren ungeeignet wären. Deshalb hat W. Pfeffer[2]) in seinen grundlegenden Untersuchungen auf diesem Gebiete die Niederschlagsmembran von Ferrocyankupfer in die Wand oder an die Wand einer porösen Tonzelle von der Form gelagert, wie sie beim Daniellschen Element Verwendung findet. Dadurch gewinnt die Niederschlagsmembran Festigkeit, und der Versuch nimmt die Gestalt unserer Fig. 3 an. Füllt man dann ins Innere der Tonzelle eine Lösung von Rohrzucker, für den die Ferrocyankupfermembran impermeabel ist, und stellt die Tonzelle in Wasser, so kann nach dem Gesagten von einer Diffusion des Zuckers keine Rede sein, dagegen muß das Wasser nach innen strömen, was man an einem Steigen der Zuckerlösung im Rohr *R* bemerkt. Man kann also auch sagen: die Zuckerlösung in der Zelle saugt Wasser gegen den hydrostatischen Druck der Flüssigkeit im Steigrohr ein. Sperren wir das Rohr *R* mit Quecksilber *Qu* in seinem U-förmig gebogenen Teil ab, so zeigt sich ebenfalls, daß der Wassereintritt trotz des Gegendruckes der Quecksilbersäule zunächst fortdauert. Es kommt schließlich zu einem Gleichgewichtszustand, wenn die eindringende Wassermenge pro Zeiteinheit ebenso groß ist, wie die durch den Quecksilberdruck herausgepreßte. Den Druck, der im Innern der Tonzelle herrscht, nennt man osmotischen Druck; die Höhe der Quecksilbersäule ist ein direktes Maß für ihn. Der Apparat heißt deshalb Osmometer.

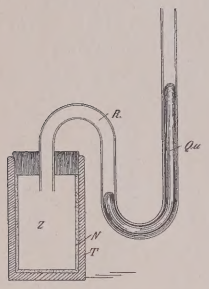


Fig. 3. Pfeffersche osmotische Zelle. *T* Tonzelle. *N* Niederschlagsmembran. *Z* Zuckerlösung. *R* Manometerrohr, bei *Qu* mit Quecksilber gefüllt.

Die Pfeffersche Zelle hat nun mit einer in reinem Wasser liegenden Pflanzenzelle eine große Aehnlichkeit, wie das Fig. 3 darstellt. Der Füllung der Tonzelle entspricht der Zellsaft, der ja in der Tat zum Teil aus Rohrzucker bestehen kann; das Protoplasma wird durch die Ferrocyankupfermembran vertreten und die Zellwand durch den Ton, die allerdings im Gegensatz zu diesem meist mehr oder minder elastisch dehnbar ist. Wird also z. B. die Zelle einer Alge (Fig. 1) in Wasser gebracht, so strömt dieses durch Zellhaut und Protoplasma in die Vakuole. Die Zellhaut wird dabei elastisch gedehnt und es tritt schließlich ein Gleichgewichtszustand ein, bei dem die in der Zeiteinheit ein- und austretenden Wassermengen gleich groß sind: osmotischer Druck und Spannung der Zellhaut halten sich die Wage. Der osmotische Druck äußert sich also an der lebenden Zelle durch die Verlängerung bzw. Spannung der Zellhaut. Macht man mit einer feinen Nadel einen Einstich in die langen Zellen einer Nitella (Armleuchteralge), die man zwischen Daumen und Zeigefinger hält, so kann man die Kontraktion, die mit dem Aufheben des Druckes erfolgt, fühlen. In anderen Fällen läßt sie sich durch Messung feststellen. In der unverletzten Zelle wird durch diesen osmotischen, auf der Wand lastenden Innendruck, der natürlich gleich dem von der Wand

2) Pfeffer 1877 Osmotische Untersuchungen. Leipzig. Neudruck 1921.

auf innen wirkenden Druck ist und in Atmosphären ausgedrückt werden kann, und den man als Turgordruck oder Turgorkraft zu bezeichnen pflegt, das Protoplasma fest an die Zellhaut angepreßt; ohne solche Widerlage würde es dem Druck so wenig gewachsen sein wie die Ferrocyankupfermembran ohne die Tonzelle.

Da das Protoplasma von den Niederschlagsmembranen aus gerbsaurem Leim oder aus Ferrocyankupfer abweicht, und viel mehr einer Flüssigkeit als einem festen Körper gleicht, so ist es von Interesse, daß auch Flüssigkeiten die Eigenschaften der Semipermeabilität besitzen können. So ist Wasser für Aether durchlässig, für Benzol nicht, und wenn eine Wasserschicht in eine Membran eingelagert wird, die einerseits an Aether, andererseits an Benzol angrenzt, so sind die Bedingungen für die Entstehung eines osmotischen Ueberdruckes auf der Benzolseite gegeben [3]).

Wollen wir untersuchen, für welche Stoffe das Protoplasma permeabel ist und für welche nicht, so können wir zu bestimmen versuchen, welche Stoffe aus dem Zellsaft nach außen diffundieren (Exosmose) oder welche von außen nach innen diffundieren (Endosmose). — Nun kennen wir wenigstens in einigen Fällen den Inhalt der Vakuole genau genug, um eine eventuelle Exosmose aus ihr sicher feststellen zu können. Vor allem können wir fürs erste auf die Farbstoffe (S. 5) hinweisen, die sich häufig in der Vakuole vorfinden und direkt zu sehen sind. Werden Zellen der roten Rübe oder der Ligusterbeere, die durch roten Zellsaft ausgezeichnet sind, in Wasser gelegt, so sieht man tagelang diesen Farbstoff unverändert bleiben. Wird aber das Protoplasma durch Hitze oder Gifte abgetötet, so diffundiert der Farbstoff nach außen. Wir sehen aus diesem Versuch also zugleich, daß nur das lebende Protoplasma die Eigenschaft der Semipermeabilität, zum mindesten bestimmten Stoffen gegenüber, besitzt.

Plasmolyse. Zu einer allseitigen Kenntnis von der Permeabilität des Protoplasmas gelangen wir aber durch das Studium der Exosmose nicht, weil wir auf die zufällig in der Vakuole vorkommenden Körper beschränkt sind und weil wir diese außerdem nicht alle kennen oder nicht bequem nachweisen können. Studieren wir dagegen die Endosmose, so sind wir zwar in der Wahl der Körper, die wir an die Zelle herantreten lassen, unbeschränkt, allein ob wir zu Resultaten kommen, hängt davon ab, ob wir bestimmte Kriterien für die Aufnahme oder Nichtaufnahme finden. Ein solches Kriterium, und zwar zunächst für die Impermeabilität des Protoplasmas, liefert uns nun die Plasmolyse, eine Erscheinung, mit der uns zuerst Nägeli [4]) bekannt gemacht hat, und die dann durch Arbeiten von Pfeffer [2]), de Vries [5]) und vielen jüngeren Forschern, vor allem Fitting, in so hervorragender Weise bearbeitet worden ist, daß sie nicht nur eines der meist studierten Phänomene der Pflanzenphysiologie ist, sondern auch das größte Interesse für die Lehren der allgemeinen Chemie gewonnen hat.

Wir gehen wieder von der Betrachtung einer Algenzelle aus, die im Wasser liegt, also kein „Sättigungsdefizit“ an Wasser aufweist, und nehmen an, der Inhalt ihrer Vakuolenflüssigkeit sei uns bekannt, z. B. eine 10-proz. Rohrzuckerlösung. Jetzt untersuchen wir mikro-

3) Nernst 1890 Zeitschr. f. physik. Chemie **6** 37.
4) Nägeli 1855 Pflanzenphysiol. Unters. **1** 21.
5) de Vries 1877 Die mech. Ursachen der Zellstreckung. Leipzig.

skopisch, wie sich diese Zelle verhält, wenn wir sie, mit schwachen Rohrzuckerlösungen beginnend, in immer stärkere Rohrzuckerlösungen bringen. Die Zellwand wird offenbar mehr und mehr entspannt — und zwar unter Verkleinerung der gesamten Zelle, wenn die Wand durch den Binnendruck elastisch gedehnt war — und wir werden endlich zu einer Konzentration der Außenlösung kommen, bei welcher die Zellhaut eben ganz entspannt ist. Das wird vielleicht in einer 11-proz. Lösung der Fall sein. Wenn wir jetzt die Konzentration der Rohrzuckerlösung noch mehr steigern, so wird der Vakuole weiter Wasser entzogen, und sie wird sich weiter verkleinern; nunmehr werden sich aber die Zellhaut und das Protoplasma ihren Eigenschaften entsprechend ganz verschieden verhalten: Das Protoplasma folgt andauernd der sich verkleinernden Vakuole, die entspannte Zellhaut aber nicht mehr und so muß es zu einer Abhebung des Protoplasmas von der Zellhaut kommen, zur „Plasmolyse", die (Fig. 4 *III*) in den Ecken der Zelle beginnt, und wenn die Außenlösung hinreichend stark

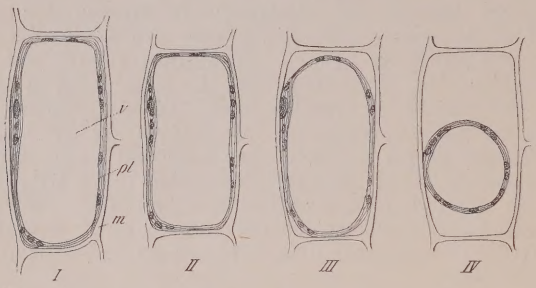


Fig. 4. Junge Zelle aus dem Rindenparenchym des Blütenstieles von Cephalaria leucantha. *m* Zellhaut, *pl* Protoplasma, *v* Vakuole. *I* in Wasser. *II* in 4-proz. Salpeterlösung. *III* in 6-proz. Salpeterlösung. *IV* in 10-proz. Salpeterlösung. Nach DE VRIES [5]).

ist, damit endet, daß der Protoplasmaschlauch als Ellipsoid oder Kugel frei im Innern des Zellgehäuses liegt (Fig. 4 *IV*). Hat man die plasmolysierende Lösung mit einem passenden Farbstoff, z. B. Indigokarmin, Anilinblau gefärbt, dann sieht man, daß sie durch die Zellwand durchgegangen ist und den Raum zwischen der Wand und dem farblosen Plasma ausfüllt; der Versuch zeigt zugleich die Durchlässigkeit der Membran, die Undurchlässigkeit des Protoplasmas für diesen Farbstoff. Gibt man zur plasmolysierten Zelle wieder Wasser, so wird die Plasmolyse rückgängig, ohne daß die Zelle einen sichtbaren Schaden genommen zu haben braucht. Mit dem Abtöten des Protoplasmas, z. B. durch Erhitzen, werden aber seine diosmotischen Eigenschaften ganz verändert; es ist jetzt nicht nur für Farbstoffe, sondern auch für andere gelöste Substanzen durchlässig. Tote Zellen können nicht mehr plasmolysiert werden.

Noch ein Wort über Volumänderung des Protoplasmas bei Plasmolyse: In turgeszentem Zustand der Zelle ist es durch den osmotischen Druck des Zellsaftes einerseits, die Spannung der Haut andererseits zusammengepreßt, desgleichen bei Plasmolyse durch die wasserentziehende Kraft der plasmolysierenden Lösung und des Zellsaftes; um so stärker, je stärker deren osmotische Leistungsfähigkeit ist. Die Kräfte im Protoplasma, die dieser Pressung Widerpart halten, sind, falls es flüssig ist, im wesentlichen osmotische Kräfte der in ihm gelösten Stoffe, falls es

mehr oder minder zähe-gallertig ist, treten hinzu Quellungskräfte, derart, daß Quellungs- und osmotische Kräfte im Protoplasma zusammen dem osmotischen Druck des Zellsaftes einer-, der Hautspannung andererseits Gleichgewicht halten. Haben wir vakuolenfreie Zellen mit recht zähem, an Kristalloiden armen Protoplasma, so kann der Fall eintreten, daß fast lediglich die Quellungskräfte in ihm als Gegenspieler des von außen auf ihm lastenden Druckes in Frage kommen und die spärlichen Elektrolyte in seinem Innern wesentlich nur die Wirkung haben, daß sie den Quellungszustand beeinflussen. Bei solchen Zellen (Karposporen von Rotalgen) hat WALTER[6]) festgestellt, daß das Volumen des Protoplasmas bei Plasmolyse (mittels Rohrzuckerlösung) nicht konstant bleibt, sondern infolge von Entquellung durch die Plasmolytika kleiner wird. Dabei wird, solange der relative Dampfdruck des plasmolysierenden Mittels (folglich auch des mit ihm sich ins Gleichgewicht setztenden Protoplasmas) von 1 auf 0,96 absinkt, das Quellungswasser unter entsprechender Volumverkleinerung leicht abgegeben; in stärker konzentrierten plasmolysierenden Lösungen wird aber das Wasser im Protoplasma weit fester gehalten, mit anderen Worten, das Volum des Plasmas bleibt von diesem „kritischen Dampfdruck" ab fast konstant trotz Zunahme der Konzentration der plasmolysierenden Lösung. WALTER kann daraus den bemerkenswerten Schluß ziehen, daß die Quellungskurve der lebenden Substanz ebenso verläuft wie die bestimmter toter Quellkörper, Nuklein, Kasein oder Gelatine[7]).

Auch die Zellhaut verändert ihr Volumen bei Plasmolyse; außer ihrer elastischen Dehnung wirkt auch ihr Quellungsbestreben als Antagonist des Turgordruckes, wie man besonders leicht an den Zellen bestimmter Meeresalgen sieht. Hier quellen unter Umständen die inneren Zellhautschichten in starken Lösungen so energisch, daß es gar nicht zu einer Abhebung des Protoplasmas von der Wand kommt; werden dann die Zellen wieder in schwächere Lösungen übertragen, so entquillt die Zellhaut zunächst wieder unter dem Einfluß des sich von innen an sie anlegenden Inhalts; dann wird sie elastisch gedehnt und gespannt[8]).

Abgesehen von dieser unter dem Einfluß des Innendrucks stehenden Entquellung wirken aber die Plasmolytika, die ja die Zellhaut im Gegensatz zum impermeablen Protoplasma durchdringen, auch als solche auf den Quellungszustand der Haut ein. Die aus Pektinkörpern (S. 9) bestehende Zellhaut bestimmter Meeresalgen verhält sich dabei ähnlich wie Agar und anders wie Gelatine oder andere Quellkörper, die als amphotere Elektrolyte anzusprechen sind, denn Salze wirken schon in schwachen Lösungen auf sie stark entquellend. Bei stärkerer Konzentration zeigt sich, daß Salze mit verschiedenen Anionen sich derart verhalten, daß Nitrate weniger entquellend wirken als Chloride, diese weniger als Sulfate; hier tritt uns also jene von HOFMEISTER festgestellte und seitdem so überaus häufig bei Quellungs- und anderen Erscheinungen beobachtete sog. lyotrope Anionenreihe entgegen[9]).

Plasmolytischer Grundwert. Die Konzentration, die der Zellsaft im Augenblick der Abhebung des Protoplasmas von der Zellmembran besitzt und die wir messen an der (am besten durch die Zahl der g-Moleküle im Liter ausgedrückten) Konzentration der Außenlösung, welche eben eine solche Abhebung bewirkt, nennen wir osmotischen Wert, genauer „osmotischen Wert bei Grenzplasmolyse", oder auch plasmolytischen Grundwert des Zellsaftes (der Zelle)[10]).

Dieser osmotische Grundwert ist offenbar nur in dem Fall gleich dem osmotischen Wert im wassergesättigten Zustand, daß die Zellwand nicht dehnbar ist. In allen anderen Fällen, so zumal in jungen wachsenden Zellen oder etwa in den Schließzellen der Spaltöffnungen (Kap. 4), die stark dehn-

6) WALTER 1923 Jahrb. wiss. Bot. **62** 145.

7) Ueber mikroskopisch sichtbare Veränderungen im Protoplasma infolge von Plasmolyse: KÜSTER 1910 Zeitschr. f. Bot. **2** 689. LUNDEGARDH 1911 Sv. Akad. Handl. **47**. BERTHOLD 1886 Studien über Protoplasmamechanik S. 152. PFEFFER Physiologie II 324 Anm. BENDER zit. S. 31.

8) KOTTE 1914 Diss. Kiel.

9) WALTER l. c.; dort auch die Literatur und Angaben über Einfluß von Anelektrolytlösungen, Säuren und Basen auf die Quellung von Agar und Zellhäuten.

10) HÖFLER 1918 Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. **95** 99.

bare Zellwände haben, ist der osmotische Wert bei Grenzplasmolyse ungefähr im selben Maße größer als der osmotische Wert im wassergesättigten Zustand, als sich das Zellvolumen bei der Entspannung der Zellwand verkleinert hat. Bei Zellen von Landpflanzen, die im natürlichen Zustand nicht voll mit Wasser gesättigt sind, und bei Zellen von Meerwasseralgen, liegt der „osmotische Wert im natürlichen Zustand" zwischen dem bei Wassersättigung und bei Grenzplasmolyse. Wir werden auf diesen Punkt noch vielfach zurückkommen müssen. Wenn es sich um plasmolytische Studien im allgemeinen handelt und nicht um die Bestimmung der osmotischen Verhältnisse in ganz bestimmten Zellen, bedient man sich daher mit Vorliebe ausgewachsener Zellen mit wenig oder nicht dehnbaren Zellhäuten, und zwar besonders gern solcher mit gefärbtem Zellsaft, bei denen die Abhebung des Protoplasmas von der Zellhaut sich besonders gut beobachten läßt. Das klassische Objekt von DE VRIES sind die Epidermiszellen der Blattunterseite von Rhoeo discolor.

Lösungen, welche Plasmolyse bewirken, nennt man hypertonische, solche, die wegen zu geringer Konzentration keine Plasmolyse auslösen, aber hypotonische. Hypertonische Lösungen sind mit dem Zellsaft der plasmolysierten Zelle isotonisch.

Plasmometrie. Statt den osmotischen Wert bei Grenzplasmolyse[11]) zu suchen, kann man ihn auch, wie HÖFLER [10]) eingehend dargelegt hat, errechnen, indem man einerseits das Volumen des in einer stark hypertonischen Lösung, deren Konzentration man kennt, kontrahierten Protoplasten (genauer das Volumen des Zellsaftes) mißt, andererseits das Volumen bei Grenzplasmolyse. Unter der Voraussetzung, daß das erstere sich zum letzteren verhält, wie die verwendete Konzentration zu der gesuchten, welche Grenzplasmolyse bewirkt, läßt sich die letztere berechnen. HÖFLER nennt diese Methode, die in seinen Händen ihre Brauchbarkeit erwiesen hat, die plasmometrische; freilich ist sie nur bei recht regelmäßig geformten Zellen anwendbar, weil sonst die Berechnung der Volumina mit starken Fehlern behaftet sein kann, auch muß das Volumen des Protoplasmas selbst in Rechnung gesetzt werden, wenn nicht Zellen vorliegen, bei denen dieses im Vergleich zu dem der Vakuole zu vernachlässigen ist. Auch setzt, wie RENNER ausführt, ihre Verwendbarkeit voraus, daß der osmotische Wert des Zellsaftes mit Verringerung des Lösungsvolumens im selben Verhältnis ansteigt, wie der osmotische Wert der plasmolysierenden Rohrzucker- (oder sonstigen) Lösung mit deren Konzentration.

So einfach wie oben geschildert vollzieht sich indes die Plasmolyse nicht. Schon 1854 hatte PRINGSHEIM [12]) beobachtet, daß die Trennung des Protoplasmas von der Zellwand nicht erfolgt, wie die zweier Membranen, sondern wie die „Loslösung einer klebrigen Substanz von einer Haut", und hatte auch schon Fäden von Protoplasma, die nach eingetretener Plasmolyse Wand und zurückgetretenes Protoplasma miteinander verbinden, gesehen. Nachdem dann andere Forscher (GARDINER, CHODAT) geschlossen hatten, daß diese Fadenbildung in einer Verwachsung oder ähnlichen intimen Verbindung der Zell-

11) Der osmotische Wert des Zellsaftes bei Grenzplasmolyse wird wohl auch als dessen „osmotischer Druck" bezeichnet — fälschlich, denn wenn die Zelle plasmolysiert ist, übt offenbar der Inhalt keinen Druck auf die Wand aus, die vielmehr entspannt ist. Spricht man gleichwohl von osmotischem Druck, so ist das ebenso inkorrekt, wie wenn man von dem gar nicht vorhandenen osmotischen Druck einer in einem Glas befindlichen Zuckerlösung sprechen wollte. Der Druck tritt vielmehr erst dann in Erscheinung, wenn man die Lösung in Kontakt mit der semipermeablen Wand eines Osmometer und diesen in Wasser bringt. (Vgl. URSPRUNG u. BLUM 1920 Biol. Cbl. **40** 193.)

12) Unters. über den Bau und die Bildung der Pflanzenzelle.

wand mit dem Protoplasma begründet sein müsse, führte HECHT[13]) aus, daß das Plasma stark an der Zellwand adhäriert, dann zunächst etwas gedehnt und endlich derart durchgerissen wird, daß einzelne Teile von ihm der Wand angelagert bleiben, wenn die Hauptmasse sich von ihr zurückzieht. Diese wandständigen Teile bleiben dann eine Zeitlang durch zarte Fäden mit dem abgehobenen Teil in Verbindung (Fig. 5). Neuerdings beobachtete HANSTEEN[14]), daß der Protoplasmakörper bei Plasmolyse durch eine zähe, im Ultramikroskop hell aufleuchtende und sich von dem optisch leeren Protoplasma deutlich unterscheidende Substanz peripher umgrenzt ist. Sie soll aus Lipoiden, und zwar teils in Wasser löslichen, teils nur gequollenen Phosphatiden bestehen, die als sehr stark oberflächenaktive lyophilkolloide, schleimige Hülle das Protoplasma umgeben und im normalen, nicht plasmolysiertem Zustande der Zelle von diesem aus in die Zellwand übergehen und diese durchsetzen. Diese Lipoidschicht müßte natürlich bei Plasmolyse zerrissen werden, und die neu entstehende Oberfläche des zurückgetretenen Plasmakörpers könnte (als Kunstprodukt) in ihren diosmotischen und sonstigen Eigenschaften grundverschieden sein von der normalen Peripherie des Protoplasmas[15]).

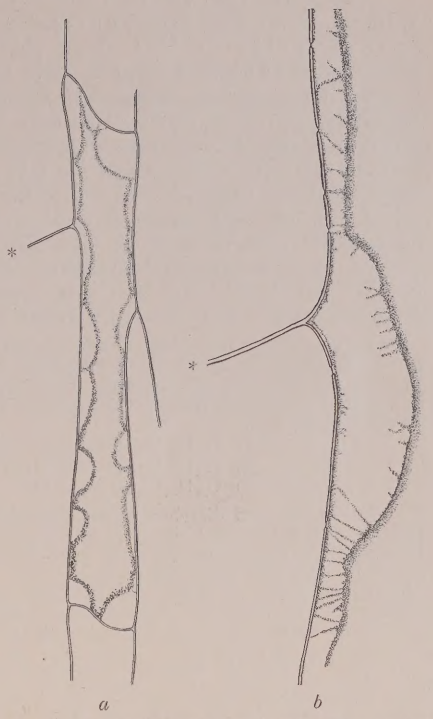


Fig. 5. Epidermiszelle der Zwiebelschuppe bei beginnender Plasmolyse. *a* bei schwacher Vergrößerung. *b* Ein Stück dieser Zelle bei * stärker vergrößert; es sind die feinen Verbindungsfäden zwischen dem an der Wand bleibenden und dem zurückweichenden Plasma zu sehen (JOST).

Stellen wir aber zunächst einmal die Bedenken, welche diese Befunde gegen die Verwertbarkeit der Plasmolyse für die diosmotischen Eigenschaften der lebenden Zelle im normalen Zustand in uns aufsteigen lassen, zurück, so läßt sich mit Hilfe der Plasmolyse feststellen, daß das Protoplasma für zahlreiche wasserlösliche Stoffe schwer oder nicht permeabel ist. Wenn nur die richtige Konzentration gewählt wird, gelingt die Plasmolyse mit Rohrzucker so gut wie mit Traubenzucker oder etwa mit Kalksalzen. Die richtige

13) HECHT 1912 Beitr. z. Biol. (COHN) **11** 136.
14) HANSTEEN 1922 Meld. fr. Norges Landbruksh. 1.
15) Vgl. auch KÜSTER 1910 Zeitschr. f. Bot. **2** 359.

Konzentration aber kann empirisch bestimmt werden. Zum Vergleich der plasmolytischen oder osmotischen Wirksamkeit verschiedener Substanzen muß man diejenige Konzentration eines Stoffes aufsuchen, welche Grenzplasmolyse bewirkt (Fig. 4, III unten). Diese Konzentration hat dann eine etwas stärkere osmotische Wirksamkeit als der Zellinhalt.

Untersuchungen von DE VRIES[16]) haben gezeigt, daß die osmotische Wirkung nicht vom Gewicht der Substanz, sondern von der Anzahl der gelösten Teilchen abhängt. Das gilt freilich nur für äußerst verdünnte Lösungen. Die gleiche Zahl von Molekülen aber werden wir erhalten, wenn wir die Substanzen im Verhältnis ihres Molekulargewichtes lösen. Hat man in einem Liter so viel Gramm gelöst, wie die Molekulargewichtszahl angibt, so nennt man diese Einheit „ein Gramm-Molekül im Liter" oder ein „Mol". Von Rohrzucker müssen demnach 342 von KCl 74 g, von NaCl 58 g im Liter gelöst werden, wenn man ein Mol, sog. „volummolare Lösungen" haben will. DE VRIES fand also, daß ein Mol Invertzucker, Rohrzucker, Aepfelsäure, Zitronensäure etc. einer jeden wasserlöslichen, organischen metallfreien Substanz gleiche osmotische Wirkung hat. Verdünnte äquimolekulare Lösungen sind isosmotisch.

Es mag gleich hier erwähnt werden, daß man die Plasmolyse in der Chemie zur Bestimmung des Molekulargewichtes benutzen kann, wie DE VRIES[17]) an dem Beispiel der Raffinose gezeigt hat. Für diese in der Runkelrübe sich findende Zuckerart sind verschiedene Molekulargrößen angenommen worden, zwischen denen zu entscheiden war:

1) $C_{12}H_{22}O_{11} + 3\ H_2O$; Mol.-Gew. = 396
2) $C_{18}H_{32}O_{16} + 5\ H_2O$; „ = 594
3) $C_{36}H_{64}O_{32} + 10\ H_2O$; „ = 1188

Es wurden nun die eben plasmolysierenden Lösungen von Raffinose und von Rohrzucker für ein und dasselbe pflanzliche Objekt festgestellt, und aus deren Konzentration ergab sich, daß 3,42 Proz. Rohrzucker isosmotisch, also auch äquimolekular mit 5,96 Proz. Raffinose ist. Da 3,42 Proz. Rohrzucker 0,01 Mol im Liter ist, so muß auch 5,957 Proz. Raffinose = 0,01 Mol sein, also muß das Molekulargewicht der Raffinose (inkl. Kristallwasser) 596 sein, was mit der Formel 2 stimmt, deren Richtigkeit später auch auf anderem Wege festgestellt wurde.

Aber nicht die ausgezeichneten Studien von DE VRIES, vielmehr die schon erwähnten von PFEFFER sind in diesen Fragen grundlegend gewesen; über sie sei zunächst noch folgendes nachgetragen: PFEFFER kam es bei seinen osmotischen Untersuchungen darauf an, zu zeigen, daß die hohen osmotischen Drucke, deren Existenz in gewissen pflanzlichen Zellen kurz vorher von ihm nachgewiesen worden war, durch Kristalloide, wie Rohrzucker, Kalisalpeter und andere Stoffe mit relativ kleinen Molekülen zustande kommen, während die Physiker bis dahin große Moleküle, wie sie bei den kolloidalen Körpern (Eiweiß, Gummi etc.) vorkommen, zur Erzielung eines hohen osmotischen Druckes für nötig gehalten hatten. Es waren eben nur Stoffe wie Pergamentpapier, tierische Häute als abschließende Membranen in den Osmometern verwendet worden, und mit diesen geben in der Tat die kolloidalen Körper höhere Drucke als die kristallinischen, weil nur die letzteren leicht durchdiffundieren. Als aber statt solcher Häute von PFEFFER die semipermeablen Niederschlagsmembranen in Benutzung

16) DE VRIES 1884 Methode zur Analyse der Turgorkraft. Jahrb. wiss. Bot. 14 427.
17) 1888 Bot. Ztg. 46 393.

genommen wurden, erreichte er hohe osmotische Drucke mit Hilfe von Kristalloiden. Für Rohrzucker verschiedener Konzentration ergab ein Versuch folgende Druckhöhen in Zentimeter Quecksilber:

Zucker in Gew.-Proz.	Druckhöhe in cm
1	53,8
2	101,6
4	208,2
6	307,5
1	53,5

Daraus ist zu entnehmen, daß die osmotische Wirkung, die erzielte Druckhöhe, ziemlich genau der Konzentration proportional geht. Berechnet man aus dem Mittelwert des von einer 1-proz. Lösung in mehreren Versuchen erzielten Druckes = 55,5 cm Quecksilber, den Druck einer 34,2-proz. Lösung (= 1 Mol), so findet man 1727 cm oder 22,7 Atm. Diese Zahl aber bildet den Grundstein der VAN'T HOFFschen Vergleichung des osmotischen Druckes mit dem Druck der Gase. Für die Gase gilt das BOYLEsche Gesetz: „Das Produkt aus Volum und Druck eines Gases ist eine Konstante." Wenn also das Volum abnimmt, muß der Druck im selben Maß zunehmen. Bei gewöhnlichem Atmosphärendruck nimmt nun 1 Mol Sauerstoff (32 g) oder 1 Mol Kohlensäure (44 g) einen Raum von 22,4 Litern ein. Komprimieren wir das Gas, bis wir das Mol in einem Liter haben, so müssen wir offenbar einen Druck von 22,4 Atm. aufwenden. Der Druck von 1 Mol Gas im Liter entspricht also dem Druck von 1 Mol Rohrzucker in der PFEFFERschen osmotischen Zelle, und auf diese Uebereinstimmung baut die VAN'T HOFFsche sog. kinetische Theorie der Lösungen, wenn sie sagt: der osmotische Druck beruht auf den Stößen der im Wasser gelösten Moleküle und Ionen auf die Wand der Zelle. Uebrigens sind alle Ergebnisse botanischer Untersuchungen über die Höhe des osmotischen Druckes durchaus unabhängig von dieser physikalischen Theorie, die ja auch nicht die einzig mögliche ist[18]).

So gut wie es bei den Gasen gleichgültig ist, ob die in einem Gefäß abgesperrten Moleküle einheitlich sind oder chemisch verschieden, so muß es auch für die Höhe des osmotischen Druckes in der Pflanzenzelle ohne Bedeutung sein, ob der Zellsaft nur aus Rohrzucker besteht, wie wir bisher annahmen, oder ob er ein kompliziertes Stoffgemisch darstellt. Solange diese Stoffe nicht chemisch aufeinander reagieren, und solange das Protoplasma impermeabel ist, so lange ändert sich auch der osmotische Wert nicht, und wir können seine Größe durch Plasmolyse stets feststellen, einerlei ob wir die Natur der Stoffe kennen oder nicht. Wenn wir also z. B. bei Anwendung einer 3,5-proz. Rohrzuckerlösung an irgendeiner Pflanzenzelle gerade eben die Anfänge einer Plasmolyse konstatieren, während die 3-proz. Lösung noch unwirksam war, so folgt aus diesem Versuch, daß der Zellsaft bei Grenzplasmolyse ungefähr mit 3,5 Proz. Rohrzucker isosmotisch ist, also im Osmometer auch denselben Druck ausüben würde, wie diese Lösung; das sind annähernd 3 Atmosphären. Man kann aber anstatt des Rohrzuckers auch einen anderen Stoff zur Plasmolyse verwenden; kennt man nur dessen Molekulargewicht, so sollte die Berechnung des osmotischen Druckes aus den Ergebnissen der plasmolytischen Untersuchung keine Schwierigkeit haben. In der Tat hat

18) Vgl. STEINBRINCK 1904 Flora **93** 136.

man vielfach statt des Rohrzuckers auch Lösungen von Mineralsalzen genommen; doch fand schon DE VRIES, zu dessen Untersuchungen wir jetzt noch einmal zurückkehren, daß beim Vergleich der osmotischen Leistung organischer und anorganischer Stoffe der Satz, daß äquimolekulare Lösungen isosmotisch sind, nicht mehr gilt.

Isosmotische Koeffizienten. Es müßten z. B. 101 g Kalisalpeter im Liter Lösung denselben osmotischen Effekt geben wie 342 g Rohrzucker; tatsächlich wirken sie ungefähr wie 1,5 Mol Rohrzucker, also $1^1/_2$mal so stark als man erwarten sollte. DE VRIES[19]) hat nun gezeigt, daß man bei manchen Körpern $1^1/_2$-, 2-, $2^1/_2$-fach größere Wirkung erhält als bei der äquimolekularen Zuckerlösung; um ganze Zahlen zu gewinnen, setzte er die Wirkung einer bestimmten Lösung = 2 und bekam dann für andere Substanzen mehr oder minder genau die Zahlen 2, 3, 4, 5; diese Zahlen nennt man isosmotische Koeffizienten; sie geben an, um wieviel größer der osmotische Wert einer bestimmten Substanz gegenüber Zucker = 2 ist, und sie sind zur Berechnung dieses Wertes bei plasmolytischen Untersnchungen von Wert.

Der Grund, warum eine Salpeterlösung z. B. $1^1/_2$mal so stark wirkt, als man nach der Zahl der in ihr enthaltenen Moleküle erwarten sollte, ist darin zu suchen, daß in verdünnten Salzlösungen die Moleküle teilweise in ihre Bestandteile, die „Ionen", zerfallen („dissoziieren"). So zerfällt z. B. der Kalisalpeter in das Kation K^+ und in das Anion NO_3^-. Jedes Ion aber hat osmotisch dieselbe Bedeutung wie das ganze Molekül. Der Grad der Dissoziation hängt einerseits von der Verdünnung der Lösung, andererseits von der Natur der gelösten Substanz ab. Im Extrem können alle Moleküle dissoziiert sein. Die isosmotischen Koeffizienten geben zwar kein genaues, aber doch ein ungefähres Maß für den Grad der Dissoziation; ihre Bedeutung lag zunächst auf rein praktischem Gebiete, sie waren in ihrer Abrundung bequem, wenn man den osmotischen Wert einer bestimmten Lösung kalkulieren wollte.

Osmotische Koeffizienten. Neuerdings hat aber FITTING[20]) in peinlich exakten plasmolytischen Versuchen mit dem klassischen Objekt, Epidermiszellen von Rhoeo discolor, isosmotische Koeffizienten verschiedener Stoffe, bezogen auf den des Rohrzuckers = 1 zu ermitteln versucht. Eine Lösung von Kalisalpeter, die 0,1 Molekül im Liter enthielt, zeigte sich in diesen Versuchen als isosmotisch mit einer 0,169 molekularen Rohrzuckerlösung. („Der isosmotische Koeffizient von Kalisalpeter war 1,69" — wobei bemerkt werden muß, daß solche Zahlenangaben nur für die jeweilig verwendete Konzentration gültig sind.) Auch für verschiedene Erdalkalisalze wurden die isosmotischen Koeffizienten genauestens festgestellt. Untersucht man nun, ob man zu den gleichen Koeffizienten gelangt, wenn man sie nicht auf plasmolytischem Wege mittels der lebenden Zelle, sondern mittels einer physikalischen Methode[21]), die ebenfalls osmotische Drucke zu bestimmen erlaubt, nämlich der kryoskopischen, bestimmt,

19) DE VRIES 1888 Bot. Ztg. **46** 393.
20) 1917 Jahrb. wiss. Bot. **57** 553; 1920 **59** 1.
21) Als solche kommen außer der osmometrischen Methode noch in Frage die Untersuchung der Aenderung, die der Gefrierpunkt, der Siedepunkt, die Dampfspannung, bei Elektrolyten auch die Leitfähigkeit des Wassers durch den Zusatz löslicher Stoffe erfährt. Die Messung mit Hilfe des Osmometers stößt auf Schwierigkeiten, und von den anderen ist, wie FITTING näher begründet, für unsere Zwecke nur die Gefrierpunktmethode brauchbar.

so findet man, daß die plasmolytisch gefundenen Werte für Alkalisalze kleiner sind als die nach der Gefrierpunktsmethode ermittelten; (für KNO_3 beträgt der physikalische Wert 1,78, der physiologische, wie erwähnt, 1,69), mit anderen Worten die Alkalisalzlösungen zeigen sich im plasmolytischen Versuch nicht so leistungsfähig, wie der Physiker erwarten sollte. Nun müssen wir vorgreifend bemerken, daß (S. 32) Salpeter und ebenso viele andere Salze während des plasmolytischen Versuches in die Zellen einzudringen vermag, und aus diesem Grunde muß er plasmolytisch weniger leistungsfähig sein, als der nicht oder kaum eindringende Rohrzucker. Tatsächlich zeigen solche Salze, die nicht eindringen (Kalk- oder Magnesiumsalze) nicht diesen Unterschied zwischen plasmolytisch und kryoskopisch bestimmten Koeffizienten; allgemein gilt aber dieser Zusammenhang zwischen Permeabilität einerseits, Unterschied zwischen physikalisch und physiologisch bestimmten Koeffizienten andererseits nicht, so daß die „Anomalie" der Koeffizienten vorläufig der Erklärung spottet und als irgendwie physiologisch [22]) bedingt hingenommen werden muß. Man nennt plasmolytisch ermittelte Koeffizienten darum besser nicht isosmotische, sondern osmotische Koeffizienten.

Vielleicht noch beachtenswerter ist der weitere Befund Fittings, daß der Koeffizient des Glyzerins, bezogen auf den des Rohrzuckers = 1 ganz verschieden ist, je nachdem man diese oder jene Pflanze zu den plasmolytischen Versuchen benutzt (für Begonienblattzellen = 1, für Rhoeo = 0,77). Da, wie später zu sagen sein wird, Glyzerin auch zu den Stoffen gehört, die vielfach leicht permeieren, könnte man solche Differenzen auf verschieden schnelles Eindringen des Glyzerins in verschiedene Zellen zurückführen wollen. Durch genaue Analyse der Erscheinungen zeigte aber Fitting, daß diese Erklärungsmöglichkeit nicht ausreicht, so daß wir auch hier von physiologisch bedingten, zunächst noch nicht erklärten Erscheinungen reden müssen. — Auch Harnstoff hat einen „anomalen" osmotischen Koeffizienten.

Anhangsweise sei erwähnt, daß man auch den osmotischen Wert von ausgepreßten Säften mittels der Gefrierpunktmethode ermittelt hat, indem man Blätter oder andere Organe, eventuell nach Gefrierenlassen auspreßte und dann den Gefrierpunkt des Saftes bestimmte. So erhält man Durchschnittswerte für den osmotischen Wert vieler Zellen. Mancherlei Bedenken gegen diese Methode, bei der man nicht reinen Zellsaft, sondern diesen gemischt mit Quellungswasser des Protoplasmas erhält, liegen auf der Hand, und es ist eigentlich selbstverständlich, daß man nicht zu ganz denselben Werten gelangt, wie auf plasmolytischem Wege [23]).

Ueber die von Ruhland [24]) mit Erfolg benutzte Methode Bargers zur Bestimmung isosmotischer Konzentrationen mittels der Dampfdruckerniedrigung vgl. Ref. in Zeitschr. f. Bot. 1913 **5** 712. Kritik bei Fitting (1920).

Höhe des osmotischen Wertes. Was die Höhe des osmotischen Wertes in verschiedenen Zellen, Geweben, Pflanzen angeht, so liegt in der Literatur eine gewaltige Zahl von Angaben vor, meist in der Form, daß die Autoren von dem „osmotischen Druck" in der Zelle reden und diesen in Atmosphären angeben. So wird gesagt, daß Drucke von 5—10 Atm. ganz gewöhnlich seien, daß Abweichungen

22) Vgl. dazu Stoppel 1922 Zeitschr. f. Bot. **12** 256.

23) Man vgl. z. B. Cavara 1905 Contr. alle biol. veg. **4**; Dixon u. Atkins 1910 Notes Bot. School Dublin **2** 47; Bottazzi, Wintersteins vergl. Physiologie **1** 1 346; Harris u. Lawrence 1917 Bot. Gaz. **64**; Knudson u. Ginsburg 1921 Am. Journ. Bot. **8** 164; Sprecher 1921 Rev. gén. bot. **38** 11.

24) 1915 Jahrb. wiss. Bot. **55** 409.

nach beiden Seiten vorkommen, daß der Druck auch im Hungerzustande nie unter 3 Atm. sinke, daß er in der Zuckerrübe und Zwiebel auf 20, in Grasknotenzellen auf 40, in gewissen Salzpflanzen auf 100 Atm. steige, und noch höhere Werte erreiche bei Pilzen, die auf konzentrierten Nährlösungen wachsen. Unter osmotischem Druck ist in diesen Fällen stets gemeint der Druck, den die Grenzplasmolyse bewirkende Außenlösung im Osmometer entwickeln würde. Daß dieser Druck nicht ein Maß ist für den in den Zellen jeweils herrschenden Druck, daß dieser vielmehr auch abhängt von der Wassersättigung, die gewöhnlich nur bei Süßwasserpflanzen voll erreicht wird, sodann auch von der Frage, wie stark das Volumen der Zelle bei Wassersättigung sich von dem im entspannten Zustande unterscheidet, ist oben schon erwähnt.

Wir reden also besser vom „osmotischen Wert bei Grenzplasmolyse", und da finden wir, daß er in peripheren Geweben oft geringer ist, als in zentral gelegenen desselben Organs; daß er an der Spitze größer zu sein pflegt als an der Basis des Organs [25]). Das gilt auch für Wurzeln, doch findet Montfort [26]), daß er in jugendlichen Dauerzellen der Wurzeln wieder ansteigen kann; Hannig [27]) findet ihn bei Wurzeln von Land- und Wasserpflanzen durchschnittlich niedriger als in den Blättern; Gleiches gilt nach Faber [28]) für Mangrovegewächse. Mit sinkender Temperatur (zwischen 0 und 10°) dürfte er wohl meist steigen, auch bei stark gesteigerter Temperatur steigt er an. Bei Hochgebirgspflanzen ist er höher als bei in der Ebene wachsenden Individuen derselben Spezies [29]); Epiphyten sollen einen niedrigeren Wert haben als ihre Unterlage und auch einen niedrigeren als im Boden wurzelnde Pflanzen ihrer Verwandtschaft [30]). Bei Parasiten dagegen hat man höhere Werte als bei ihren Wirten gefunden (Viscum) [31]). Der Wert zeigt sodann eine tägliche Periodizität [25]), indem er von früh bis nachmittags vielfach als ansteigend befunden wurde. Auch Angaben über jahreszeitlichen Wechsel fehlen nicht [32]). Den höchsten Wert, der bis jetzt bei höheren Pflanzen überhaupt gefunden wurde, fand Ruhland [33]) bei Statice, wenn er diese Pflanze in 10-proz. Kochsalzlösung züchtete. Dann stieg der Wert in den Blattzellen so hoch, daß erst eine 6-mol. Traubenzuckerlösung Grenzplasmolyse bewirkte, eine Lösung, die im Osmometer einen Druck von nicht weniger als 165 Atm. entwickeln würde!

Ob hohe osmotische Werte mehr auf hohem Gehalt des Zellsaftes an mineralischen, von außen aufgenommenen, oder organischen, im Stoffwechsel gebildeten Stoffen beruhen, ist in jedem Einzelfall zu untersuchen. Der hohe Wert bei Statice ist auf Kochsalzgehalt zurückzuführen, der jahreszeitliche Wechsel in der Größe des osmotischen

25) Ursprung u. Blum 1916 Ber. Bot. Ges. **34** 88, 105, 123. Bächer 1920 Beih. Bot. Cbl. **1** 37, 63.
26) 1920 Jahrb. wiss. Bot. **59** 467.
27) 1912 Ber. Bot. Ges. **30** 194.
28) 1913 Ber. Bot. Ges. **31** 277.
29) Meier 1916 Diss. Freiburg (Schweiz).
30) Harris 1918 Am. Journ. Bot. **5** 490 (Gefrierpunktmethode).
31) Senn 1913 Verh. Naturf. Ges. Basel **24** 179.
32) Dixon u. Atkins 1913 Notes bot. school Trin. Coll. Dublin **2** 154. Lewis, G. M. Tuttle 1920 Ann. of Bot. **34** 405.
33) 1915 Jahrb. wiss. Bot. **55** 409.

Wertes auf je nach der Jahreszeit verschiedenen Zuckergehalt[34]). In den Zellen der Rübe und der Zwiebel, die wir soeben als Beispiele für besonders hohe osmotische Werte genannt haben, ist derselbe offenbar eine weiter nicht nützliche Wirkung der angesammelten Reservestoffe. Werden diese, was bei anderen Reservestoffbehältern häufig geschieht, zu größeren Molekülen, z. B. Stärke, kondensiert und unlöslich, so beteiligen sie sich nicht mehr am Druck[34]). Auch in anderen Zellen mag Aufstapelung von Stoffen die Hauptsache, der durch sie erzielte Druck eine Nebenwirkung sein; das trifft aber nicht allgemein zu. Vielfach hat der Binnendruck eine ganz bestimmte Funktion: durch ihn wird, wie schon bemerkt, die Zellmembran in Spannung gehalten und so lange sie sich in Spannung befindet, hat sie eine größere Festigkeit als in der plasmolysierten Zelle. Auch einem dünnwandigen Kautschukballon kann man durch Spannung seiner Membran ganz ebenso eine erhöhte Festigkeit geben. Tatsächlich besteht die Festigkeit, die wir an dünnwandigen, wachsenden Zellen beobachten, nur auf der Spannung der Haut; schon ein geringer Wasserverlust hebt sie auf und vernichtet die Straffheit der Zelle.

Permeabilität des Protoplasmas. Wir müssen nunmehr die plasmolytischen Untersuchungen von einer ganz anderen Seite betrachten, indem wir die Frage der Permeabilität in den Vordergrund schieben. Plasmolyse setzt Impermeabilität für die gelösten Stoffe, Permeabilität für das Lösungsmittel (Wasser) voraus. Da wir nun aber zum Plasmolysieren vielfach mit Erfolg auch Stoffe verwenden können, die notorisch während des Lebens in die Zelle gelangen, z. B. Zucker, Salpeter und viele andere, muß man sich fragen, wie es zu erklären ist, daß man sie gleichwohl im plasmolytischen Versuch verwenden und das Protoplasma als impermeabel für sie betrachten kann. Zunächst wäre daran zu erinnern (S. 25), daß bei der Plasmolyse eine neue Oberfläche mit anderen Eigenschaften als sie im normalen Zustand vorhanden sind, entsteht; vielleicht können wir aus plasmolytischen Versuchen überhaupt nicht auf die Permeabilität im normalen Zustand schließen. So radikal vorgehen, hieße aber das Kind mit dem Bad ausschütten. Oder aber es könnten sich die Stoffe in so starken Lösungen, wie sie zum Plasmolysieren nötig sind, ganz anders verhalten, wie in dem vergleichsweise verdünnten Zustand, in dem sie im Leben die Zelle umspülen; auch könnte die Zelle auf die reinen Salzlösungen ganz anders reagieren als auf die Stoffgemische, denen sie normalerweise ausgesetzt ist. Wir werden allen solchen Fragen später wieder begegnen. Besonders beachtenswert ist aber folgendes: Pfeffer hat durch scharfsinnige Untersuchungen gezeigt, daß wahrscheinlich die Permeabilität des Protoplasten nicht vom Gesamtproblem abhängt, sondern nur von seiner sehr dünnen Grenzschicht, der Plasmahaut; eine äußere Plasmahaut entscheidet darüber, welche Körper ins Protoplasma aufgenommen werden, eine innere, welche in die Vakuole eindringen können. Diese beiden Häute brauchen nun nicht gleiche Eigenschaften zu haben. Es kann also ein Körper reichlich ins Protoplasma eindringen und doch, wenn er die innere Plasmahaut nicht durchsetzen kann, dauernde Plasmo-

34) Ueber verschieden starke Zuckerspeicherung und dadurch bedingte verschieden hohe osmotische Werte bei Moosen vgl. Ranken 1914 Helsingfors; Bender 1916 Diss. Münster.

lyse bedingen. So könnte es sich z. B. mit dem Rohrzucker verhalten, der auf diese Weise zwar dauernd Plasmolyse bedingen, aber doch im Stoffwechsel verwendet werden könnte[35]).

Nun sind aber in Wirklichkeit die Zellen für viele Stoffe, die zur Plasmolyse verwendet werden, gar nicht vollkommen impermeabel, denn die Plasmolyse geht häufig über kurz oder lang mehr oder minder weit zurück, und in vielen Fällen beruht dieser Rückgang nachweislich auf einem rascher oder langsamer erfolgenden Eindringen der Stoffe der Außenlösung. Es sei aber hier gleich betont, daß nicht jeglicher Rückgang der Plasmolyse auf einem Eindringen des Plasmolytikums beruht. Vielmehr sind genügend Beispiele dafür bekannt geworden, daß der Rückgang der Plasmolyse auf Neubildung osmotisch wirksamer Stoffe im Zellinnern zurückzuführen ist, die natürlich denselben Effekt haben muß. Solche durch den Plasmolysierungsreiz ausgelöste Erhöhung des osmotischen Wertes des Zellsaftes durch neugebildete Stoffe nennen wir Anatonose. Den umgekehrten Fall, daß Stoffe verarbeitet werden und verschwinden und so der osmotische Wert sinkt, Katatonose. Wir werden diesen Vorgängen später noch begegnen, jetzt aber wollen wir einen Blick werfen auf einige der wichtigsten Fälle von Rückgang der Plasmolyse durch Eindringen der Außenlösung. Schon DE VRIES[36]) hatte gezeigt, daß Glyzerin Plasmolyse bewirkt, daß diese aber nach einigen Stunden wieder rückgängig wird. Die Ursache des Aufhörens der Plasmolyse liegt im langsamen Eindringen von Glyzerin in die Zelle. Wenn aber schließlich seine Konzentration innerhalb und außerhalb gleich groß ist, dann ist die Turgeszenz der Zelle wiederhergestelit, denn das beiderseits in gleicher Konzentration vorhandene Glyzerin hat für die Turgeszenz so wenig Bedeutung, wie wenn es beiderseits fehlte. Der osmotische Wert hat aber zugenommen, und wenn jetzt wieder plasmolysiert werden soll, so muß eine konzentriertere Lösung verwendet werden als früher.

In ähnlicher Weise, zum Teil schneller, zum Teil langsamer, ging in Versuchen OVERTONS[37]) die Plasmolyse zurück, die durch Harnstoff[38]) Erythrit, Glykol etc. veranlaßt wird. Zum Ausgleich sind bei Verwendung von Spirogyra für Glykol, Acetamid, Succinimid nur wenige Minuten nötig, für Glyzerin dauert er 2, für Harnstoff 5 und für Erythrit 20 Stunden. OVERTON hat aber auch Stoffe gefunden, die noch schneller als Glykol das Plasma durchdringen, die überhaupt keine Plasmolyse verursachen, z. B. Alkohol. Er dringt eben zu rasch durch das Plasma durch. Daß dieser Effekt auf einer Durchdringung des Plasmas und nicht auf einer Schädigung durch den Alkohol beruht, sieht man sofort, wenn man zur 8-proz. Rohrzuckerlösung noch 3 Proz. Alkohol zufügt; jetzt tritt dieselbe normale Plasmolyse ein, wie wenn der Zucker in reinem Wasser ge-

35) Die Erfahrung FITTINGS, daß in Glyzerinlösungen, die zur Plasmolyse etwas zu schwach sind, Anschwellen des Protoplasmas und Kontraktion des Zellsaftraumes erfolgen kann, ist vielleicht auch auf verschiedene Durchlässigkeit beider Plasmahäute für Glyzerin zurückzuführen (1920 Jahrb. wiss. Bot. **59** 1; vgl. auch OSTERHOUT 1914 Science **5** 488, zit. nach RUHLAND 1920 Zeitschr. f. Bot. **12** 255).

36) DE VRIES 1888 Bot. Ztg. **46** 228.

37) OVERTON 1895 Vierteljahrsschr. d. Naturf. Gesellsch. Zürich.

38) Modernere Angaben bei FITTING (1920 Jahrb. wiss. Bot. **59** 1). In Rhoeozellen dringt Harnstoff nicht schneller ein als etwa KNO_3 oder NaCl.

löst wäre. In der gleichen Weise hat OVERTON für eine große Menge von organischen Substanzen, z. B. Aether, Chloralhydrat, Sulfonal, Koffein, Antipyrin leichtes Durchdringen durch das Protoplasma konstatiert.

Die genannten Stoffe sind nun zum großen Teil solche, die keine Bedeutung für die Ernährung der Pflanze haben. Nun nimmt aber die Pflanze eine große Zahl anorganischer Salze aus dem Boden auf, und sie kann organische Stoffe, wie Kohlehydrate, leicht von Zelle zu Zelle transportieren. Für die notwendigen Gase, Sauerstoff und Kohlensäure, läßt sich leicht ein Eindringen in das Protoplasma nachweisen[39]). Und endlich gilt dasselbe für Zuckerlösungen und Lösungen von anorganischen Salzen wie Kalisalpeter. Die Plasmolyse ist eben kein untrügliches Kriterium für absolute Impermeabilität. TRÖNDLE[40]) hat schon 1910 für Kochsalz gezeigt, daß es sich nicht anders als Glyzerin oder Harnstoff verhält, d. h. daß es zwar zunächst Plasmolyse hervorruft, diese aber später mehr oder minder zurückgehen läßt. Wir kommen bei Besprechung der Stoffwanderung hierauf zurück.

Dieser anfängliche Rückgang der Plasmolyse kann unter Umständen so unbedeutend und transitorisch sein, daß er sich überhaupt nur bei sehr exakter Beobachtung verrät. Bei Verwendung von Kalisalpeter, dem Salz, das früher am häufigsten als Plasmolytikum verwendet worden ist, wurde er häufig ganz übersehen und das Protoplasma diesem Salz gegenüber für ganz impermeabel gehalten.

Regulation der Permeabilität. Es erhob sich nun aber die Forderung, den Rückgang der Plasmolyse, d. h. die Schnelligkeit des Eindringens verschiedener Plasmolytika in verschiedene Objekte messend zu verfolgen und ganz besonders zu ermitteln, warum der Rückgang der Plasmolyse nicht immer so lange anhält, bis sie ganz wieder ausgeglichen ist, warum also die Plasmolyse trotz anfänglichen Eindringens des Plasmolytikums doch auf die Dauer erhalten bleiben kann. In Versuchen von großer Präzision, die von FITTING[41]) mit bewunderungswürdiger Ausdauer durchgeführt wurden, konnte dieser Forscher nun zeigen, daß in die Epidermiszellen von Rhoeo die Salze des Kaliums und Natriums ungefähr gleich schnell, viel langsamer die des Lithiums eindringen, während bei Calcium-, Baryum- und Magnesiumsalzen ein Eindringen gar nicht zu beobachten war. Natürlich waren auch die Anionen der Salze maßgeblich: Das Sulfat drang langsamer ein als das Chlorid, dies langsamer als das Nitrat. Die Salze ordneten sich also in die HOFMEISTERsche lyotrope Reihe ein (S. 23); danach dringen Salze um so schneller ein, je stärker sie die Quellung von Gelatine fördern[42]). — Was nun den zeitlichen Verlauf des Eindringens angeht, so konnte FITTING z. B. ermitteln, daß 15 Minuten, nachdem er Epidermiszellen von Rhoeo in Kalisalpeterlösung gelegt hatte, der Höhepunkt der Kontraktion des Protoplasmas schon überschritten, mit anderen Worten, das Salz schon merklich eingedrungen war; dann nahm das Volum des Zellsaftes langsamer und

39) J. K. GOEBEL 1903 Ueber die Durchlässigkeit der Kutikula. Diss. Leipzig. Wenn manche niedere Organismen „Gasvakuolen" besitzen, so dürfte das Protoplasma an dieser Stelle für die betreffenden Gase undurchlässig sein (KLEBAHN 1922 Jahrb. wiss. Bot. **61** 535).

40) TRÖNDLE 1910 Jahrb. wiss. Bot. **48** 171.

41) 1915 Jahrb. wiss. Bot. **56** 1. Vgl. auch PRÁT 1922 Bioch. Zeitschr. **128** 557.

42) Auch Quellungsförderung und Giftwirkung sollen einen ähnlichen Parallelismus zeigen. KAHHO 1921 Bioch. Zeitschr. **122** 39; **123** 284.

langsamer zu, d. h. es erfolgte allmähliche Abnahme der Permeabilität, bis sie endlich erlosch und das Volumen des Protoplasmas konstant blieb. Es ließ sich berechnen, daß in der Zeit von der 16. bis zur 30. Minute nach Versuchsbeginn 0,0025 g Mol (bezogen auf das Volum der Zellflüssigkeit) in die Zelle eindrang, später dann weniger und weniger. Manche Beobachtungen deuteten darauf hin, daß vielleicht in der allerersten Zeit nach Einbringung der Objekte in das Plasmolytikum verhältnismäßig sehr viel davon eindrang. Was nun den Stillstand nach anfänglichem Rückgang der Plasmolyse anbetrifft, so zeigte FITTING, daß er darauf beruht, daß die Oberfläche des lebenden Protoplasmas durch die zur Plasmolyse verwendeten Salze derart verändert wird, daß sie für diese selbst undurchlässig wird. Das war zunächst nicht selbstverständlich, denn denselben Effekt hätte ja auch eine Exosmose zelleigener Stoffe haben müssen. Jedenfalls war aber durch diese FITTINGschen Versuche eine regulatorische Veränderung der Plasmapermeabilität nicht nur nachgewiesen, sondern auch auf ihre bedingenden Ursachen zurückgeführt, und aus biologischen Gründen erscheint es besonders beachtenswert, daß selbst Lösungen, die hypotonisch sind, diesen Effekt gleichfalls haben. So kann es kommen, daß ein Salz nicht bis zum Konzentrationsgleichgewicht in die Zelle aufgenommen wird. Derartige Regulationserscheinungen hatte früher schon NATHANSOHN[43]) angenommen. Noch sei erwähnt, daß manche Versuche FITTINGS darauf hindeuten, daß vielleicht die Salze auch eine Herabsetzung der Permeabilität des Plasmas für Wasser bewirken.

Die FITTINGschen Versuche sind zum Teil durch HÖFLER[44]) plasmometrisch kontrolliert und bestätigt worden.

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß von Salzen u. a. die Calciumsalze für plasmolytische Zwecke besonders geeignet sind. Tatsächlich wurden sie von manchen Forschern schon längere Zeit mit Vorliebe angewendet, z. B. von KÜSTER. Dazu kommt, wie bei BRENNER[45]) nachzulesen ist, daß in Kalksalzlösungen plasmolysierte Zellen oft tagelang am Leben bleiben. Dieser Autor fand auch, daß die Plasmolyse in Kalksalzlösungen endlich wieder ausgeglichen wird, sei es infolge von Anatonose, sei es, daß bei stark verlängerter Versuchsdauer endlich doch auch die Kalksalze permeieren und so die normale Turgeszenz der Zelle wieder herbeigeführt wird.

Auf die Versuche, welche FITTING[46]) mit gleicher Methode unter Verwendung von organischen plasmolysierenden Stoffen anstellte, näher einzugehen, verbietet der Raum. Nur so viel sei gesagt, daß Glyzerin in Rhoeozellen viel schneller eindrang, als z. B. Salpeter, nämlich 0,013 g Mol in der 2. Versuchsviertelstunde, im übrigen aber sich ähnlich verhielt, wie die oben genannten Alkalisalze, da es ebenfalls die Permeabilität des Protoplasmas sich selbst gegenüber herabsetzte. Von organischen Lösungen dringen die des Rohrzuckers in plasmolytischen Versuchen nicht merklich ins Plasmainnere ein. Rohrzucker darf also als ein besonders gutes Plasmolytikum gelten[47]). Es wäre nun aber falsch, diese Ergebnisse zu verallgemeinern, denn spezifische Unterschiede finden sich wie überall, so auch in Fragen der Permeabilität. Calciumsalze, die sonst schwer permeieren, werden von Wurzelspitzenzellen

43) NATHANSOHN 1902/04 Jahrb. wiss. Bot. **38** 241; **39** 607; **40** 403. NATHANSOHN 1910 Der Stoffwechsel der Pflanzen. Leipzig. NATHANSOHN hat auch angenommen, daß die Zelle die Fähigkeit habe, aus einem Salz ausschließlich das Kation aufzunehmen, so daß das Anion in der Lösung zurückbleibt. Eine solche Aufnahme ist möglich, wenn sie im Austausch mit einem Kation erfolgt, das aus der Zelle herausdiffundiert. Vgl. RUHLAND 1909 Zeitschr. f. Bot. **1** 747. Dieselbe Annahme bei MEURER 1909 Jahrb. wiss. Bot. **46** 503; PANTANELLI 1909 Bot. Cbl. **114** 27 u. 1915 Jahrb. wiss. Bot. **56** 689; NIKLEWSKI 1909 Ber. Bot. Ges. **27** 224.

44) 1918 Ber. Bot. Ges. **36** 414, 423; vgl. auch HEUSSER 1917 Naturf. Ges. Zürich **62** 565.

45) 1920 Ber. Bot. Ges. **38** 277.

46) 1920 Jahrb. wiss. Bot. **59** 1.

47) Ueber Ausnahmen vgl. u. a. JANSE 1887 Bot. Cbl. **32** 21.

der Lupine, die TRÖNDLE[48]) studierte, leicht durchgelassen. Salpeter dringt nach MONTFORT schnell ein in die Zellen der Wurzeln des Wollkrautes, langsam in die des Welschkorns. Schon lange bekannt ist die Tatsache[49]), daß die Zellen von Meeresalgen Salze unter Rückgang der Plasmolyse schnell in ihr Inneres hineinlassen. Gleiche Erfahrungen machte ALFR. FISCHER bei Bakterien.

Sehr interessant ist es, daß es HÖFLER[50]) gelang, solche spezifische Differenzen auch quantitativ zu formulieren. Er nennt das Verhältnis der Permeabilität zweier Stoffe = 1, wenn in gleichen Zeiten aus isosmotischen Lösungen gleich viel eindringt (plasmometrisch untersucht), und fand dieses Verhältnis bei bestimmten Pflanzen für Harnstoff und Salpeter = 1, bei anderen Pflanzen ganz ungeheuer davon verschieden, z. B. = 170; Harnstoff also drang hier weit schneller ein, während wieder bei anderen Pflanzen die Verhältnisse umgekehrt lagen. Da weiter auch nahe verwandte Pflanzen, ja sogar Zellen derselben Pflanze sich ganz verschieden in dieser Beziehung verhalten, liegen Verhältnisse vor, die man nicht erklären kann und vorläufig als physiologisch bedingt bezeichnet.

Permeabilitätskoeffizienten. Anstatt die Permeabilität derart zu untersuchen, daß man den Rückgang der Plasmolyse messend verfolgt, hat man auch vielfach die sog. Methode der Permeabilitätskoeffizienten angewendet[51]). Man bestimmt für einen Stoff, von dem man annimmt (Rohrzucker), daß er unter keinen Umständen ins Plasma eindringt, die Konzentration seiner Lösung, die eben Grenzplasmolyse bedingt, berechnet dann mit Hilfe physikalischer Daten die mit dieser isosmotische Konzentration desjenigen Stoffes, von dem man untersuchen will, ob er eindringt; untersucht sodann, bei welcher Konzentration er seinerseits Grenzplasmolyse an demselben Objekt bedingt, und schließt, falls diese Konzentration dieselbe ist wie die errechnete, daß er gleichfalls nicht eindringt; muß aber seine Konzentration, damit er Plasmolyse bewirkt, stärker sein als die errechnete, so setzt man voraus, daß diese Abweichung nur auf dem Eindringen beruht und kann aus der Größe der Abweichung Rückschlüsse auf die Permeabilitätsgröße machen. Auch kann man, wenn die Abweichung der beobachteten von der berechneten Konzentration im Verlauf des Versuchs wechselt, oder wenn sie unter verschiedenen Bedingungen verschieden groß ist, auf Permeabilitätsänderungen während des Versuches oder auf je nach der Lebenslage verschiedene Permeabilität der betreffenden Zelle für den betreffenden Stoff schließen[52]).

Auf die Schwächen dieser Methode hat FITTING hingewiesen: es ist schwer, die isosmotischen Konzentrationen hinreichend genau festzustellen, selbst die noch am brauchbarsten erscheinende kryoskopische Methode läßt vorläufig vielfach im Stich. Außerdem wissen wir ja durch FITTING, daß viele plasmolytische Koeffizienten anomal sind, und solange man nur so viel weiß, daß diese Anomalie nicht auf Permeabilitätsdifferenzen der zu vergleichenden Lösungen beruht, sind sie nur mit äußerster Kritik behufs Untersuchung der Permeabilität zu verwerten.

Es sei gleichwohl auf einige besonders beachtenswerte Studien TRÖNDLES[53]) über Permeabilität verwiesen, die teilweise mit Hilfe der Methode der Permeabilitätskoeffizienten, teilweise aber später auch noch mit derselben Methode, die FITTING benutzte, erhalten worden sind, doch verwendete er andere Versuchsobjekte. Er schließt, daß zu Beginn des Versuchs ein Salz unabhängig von seiner Außenkonzentration mit gleicher Geschwindigkeit aufgenommen wird, daß dann aber die Durchlässigkeit des Plasmas immer schneller abnimmt, indem die Zellsaftkonzentration nur mehr entsprechend dem Logarithmus der Zeiten zunimmt. Die Salzaufnahme nimmt somit nach dem WEBERschen Gesetz ab; sie ist kein rein physikalischer Diffusionsvorgang, sondern stellt eine aktive Arbeitsleistung seitens der Zelle, die dabei „ermüde", vor. Während das für die meisten Salze gilt,

48) 1918 Arch. sc. phys. nat. **45** 38 u. 117. 1918 Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich **61** 465.

49) JANSE l. c. Dort ältere Lit. (KLEBS).

50) HÖFLER und STIEGLER 1921 Ber. Bot. Ges. **39** 157.

51) Literatur und Kritik bei FITTING 1917 Jahrb. wiss. Bot. **57** 553, und TRÖNDLE 1918 Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich **63** 187.

52) Näheres bei RUHLAND, Handwörterb. d. Naturw. **10** 99.

53) l. c. und 1920 Bioch. Zeitschr. **112** 259; dazu FITTING 1919 Zeitschr. f. Bot. **11** 220.

soll sich die Zelle gegenüber anderen Stoffen — Ammoniumsalzen, auch Alkaloiden — anders verhalten; es soll hier die Aufnahme einfach nach dem den Physikern bekannten Fickschen Diffusionsgesetz, proportional dem Diffusionsgefälle erfolgen. Unter dem Einfluß von narkotischen Mitteln soll die Salzaufnahme in den Fällen, in denen sie normalerweise auf aktiver Lebenstätigkeit beruht, unterbunden werden[54]), wenn sie aber ein einfacher Diffusionsprozeß ist, nicht. Fitting fordert allerdings gebieterisch Nachprüfung dieser anregenden Tröndleschen Befunde.

Biologisch besonders bedeutungsvoll ist es, daß, wie zuerst Lepeschkin und Tröndle[55]) gezeigt haben, das Licht die Permeabilität des Protoplasmas für Salze erhöht. Und nach den Ausführungen Tröndles ist auch hier nicht daran zu zweifeln, daß es sich nicht um eine einfache photochemische Wirkung handelt, sondern um eine höchst komplizierte Lebenserscheinung mit all den Eigentümlichkeiten, die wir später als „Reizbarkeit" bezeichnen werden. Zunächst ist hervorzuheben, daß diese Permeabilitätsänderung ausbleibt, wenn Narkotika auf die Zelle eingewirkt haben. Sodann, daß nur bei einer bestimmten Lichtintensität die Zunahme der Permeabilität erfolgt, während eine stärkere (20000 Meterkerzen während 6 Stunden) und schwächere Intensität Abnahme bewirken. Brauner[56]) hat neuerdings die Tröndleschen Ergebnisse über die Beeinflussung der Permeabilität durch Licht bei den Koleoptilen des Hafers bestätigt. Eine Abhängigkeit der Permeabilität von der Jahreszeit, derart, daß im Winter die Permeabilität der Epidermiszellen von Rhoeo geringer ist als im Sommer, fand Fitting (l. c.). Der Befund wird noch näher analysiert werden müssen[57]).

Daß auch Wundreize die Permeabilität beeinflussen, und zwar herabsetzen, zeigte wiederum Tröndle[58]). Der Wundreiz nimmt in der ersten Zeit nach der Verwundung zu, später klingt er ab; er wird von der Wunde aus mehrere Zentimeter weit geleitet. Mit dem Wundreiz kann in Konkurrenz treten das, was Tröndle den „Salzreiz" nennt, wenn man vor der Verwundung die Wurzeln in hypotonische Salzlösungen bringt. Der Salzreiz äußert sich darin, daß er zur Aufnahme des Salzes „drängt". Wahrscheinlich setzt auch Sauerstoffentzug die Permeabilität herab.

Selektive Permeabilität. Balanzierte Lösungen. Wir müssen nun zunächst noch den einen Punkt besprechen, daß sich das Protoplasma bezüglich seiner Permeabilität bestimmten Stoffen gegenüber ganz verschieden verhalten kann, je nachdem diese Stoffe allein oder gemeinsam mit anderen geboten werden. Die Frage wird offenbar

54) Schon Lepeschkin 1911 Ber. Bot. Ges. **29** 349 hatte auf Herabsetzung der Permeabilität für Salze durch Narkotika geschlossen; vgl. aber Fitting; zit. sub 41, S. 567 Anm.

55) Lepeschkin 1909 Beih. Bot. Cbl. **24** (I) 308. Tröndle 1910 Jahrb. wiss. Bot. **48** 171.

56) 1922 Zeitschr. f. Bot. **14** 497. Stoppel hält einen Zusammenhang mit dem Maß der Luftionisation für möglich (1920 Zeitschr. f. Bot. **12** 529).

57) Vgl. auch Krehan, zit. nach Weber 1918 Naturw. Wochenschr. **5** 93.

58) Tröndle 1921 Beih. Bot. Cbl. **38** 353. Es kann hiernach nicht zweifelhaft sein, daß für plasmolytische Zwecke Objekte, die nicht geschnitten zu werden brauchen, vorzuziehen sind. Uebrigens konnte Fitting bei Rhoeo nicht immer einen Einfluß der Schnittwunde auf die Permeabilität feststellen. Wegen des Einflusses, den größere oder geringere Dicke der Schnitte, vorheriges Wässern oder Aufenthalt im feuchten Raum usw. auf die plasmolytische Grenzkonzentration haben, muß auf Fittings Arbeiten verwiesen werden.

besondere biologische Bedeutung haben, da ja in natura niemals reine Lösungen den Protoplasten umströmen. Wenn der jedenfalls sehr häufige, beinahe als typisch zu bezeichnende Fall vorliegt, daß die Zelle von mehreren gebotenen Stoffen die einen aufnimmt und die anderen nicht und den verschiedenen Stoffen gegenüber ihre Permeabilität verschieden verändert, so spricht man von selektiver Permeabilität.

Es liegt nun eine schier unübersehbare Fülle von Angaben über den Einfluß gewisser Stoffe auf den Import anderer in die Zelle vor; wir wollen willkürlich einige wenige Fälle herausgreifen. Szücs[59]) zeigte, daß giftige Alkaloide durch bestimmte gleichzeitig gebotene Salze und auch organische Stoffe entgiftet werden, weil diese jene am Eindringen in die Zellen hindern. Aehnlich können Kupfer- durch Aluminiumsalze entgiftet werden. Stets ging der Entgiftung eine Aufnahmehemmung parallel, und wenn ein Stoff einen anderen nicht am Eindringen hinderte, so entgiftete er ihn auch nicht. Man kann hier von einem Antagonismus zweier Stoffe reden, und es liegt eine ganz besonders große Literatur über antagonistische Salzwirkungen vor, so über die Entgiftung von Alkalisalzen durch Kalksalze usw. Osterhout[60]), der sich neben anderen Forschern besonders viel mit diesen Fragen befaßt hat, konnte nachweisen, daß die Kalksalze den Eintritt von Natriumsalzen hemmen, indem er die großen Zellen der Armleuchteralge Nitella sowohl von reinen Natronsalpeterlösungen als auch von solchen gemischt mit Kalksalpeter umspülen ließ und den Zellsaft durch Anstechen gewann und spektroskopisch analysierte. Man wird sich die Hemmung des Imports eines Salzes durch ein anderes vielleicht so vorstellen können, daß die Teilchen beider Salze behufs Eindringens die gleichen Partikel der Plasmaoberfläche adsorptiv in Anspruch nehmen. Elektrisch gleichsinnig geladene Teilchen, die sich mit entgegengesetzt geladenen Teilchen der Plasmaoberfläche verketten, werden sich den Rang streitig machen. Diese Auffassung führt zu einer Theorie der Stoffaufnahme[61]) überhaupt, die besagt, daß die Bestandteile der Außenlösung, die eindringen, bis zu einem Gleichgewicht von den Teilchen der Plasmaperipherie gebunden werden, um infolge Umkehrung des Vorganges auf der anderen Seite wieder entbunden zu werden. Dabei ist nicht zu vergessen, daß die Außenlösungen außerdem auch Dispersitätsänderungen in der Plasmahaut bedingen. Mehrwertige Ionen bewirken eine Festigung, Erstarrung, also Dispersitätsvergröberung der Plasmaperipherie, verbunden mit einer Herabsetzung der Permeabilität. Hierher gehört auch die Anschauung von Hansteen, daß durch Alkali- und durch Magnesiumsalze schon in schwachen Konzentrationen eine Verflüssigung der unlöslichen Phosphatide, die als Grenzschicht der lebenden Substanz die Zellhäute durchsetzen sollen, erfolgt, durch Kalksalze umgekehrt eine Verfestigung, und daß Verflüssigung (Annäherung an den Solzustand) mit erhöhter, Verfestigung aber mit einer Verminderung der Permeabilität verbunden sein soll.

Ueber die verfestigende Wirkung des Aluminiumions auf das Plasma liegt eine besondere Studie von Szücs[62]) vor. Jene kann so stark sein, daß selbst hohe Fliehkräfte keine Verlagerung der Inhaltsbestandteile mehr zur Folge haben. Beachtenswert ist, daß der festigenden Wirkung eine wieder lockernde, d. h. den Protoplasten wieder in normalen Zustand zurückführende folgen kann. Mancherlei Stoffe, wie Rohrzucker, verhinderten diese Wirkungen des Aluminiumions.

Wir erwähnen endlich noch die Beobachtungen Brenners[63]), daß die Giftwirkung von Wasserstoffionen durch Salze stark herabgemindert werden kann, offenbar dadurch, daß deren Kationen adsorptiv die H-Ionen verdrängen. Die Beobachtung, daß Nitrationen, falls sie zugegen sind, die entgiftende Wirkung der Calciumionen auf Wasserstoffionen herabsetzen, zeigt, daß hier wie auch bei allen anderen Salzwirkungen nicht nur die Kat-, sondern auch die Anionen von Bedeutung sind (S. 23 u. 33).

Alle Lösungen, in denen die schädliche Wirkung der einen Bestandteile durch andere ausgeglichen ist, nennt man auch balancierte Lösungen. Wir werden später

59) 1913 Jahrb. wiss. Bot. **52** 85.

60) 1922 Journ. gen. phys. **4** 275. (Im Original nicht gesehen.)

61) Zusammenfassende Darstellung bis 1913: Ruhland 1913 Zeitschr. f. Chemie und Industrie d. Koll. **12** 113.

62) 1913 Jahrb. wiss. Bot. **52** 269. Vgl. auch Fluri 1908 Flora **99** 81.

63) 1920 Ber. Bot. Ges. **38** 277. Ueber Permeabilität vgl. auch Stiles u. Jorgensen 1915 Ann. of Bot. **29** 349 u. 611; 1919 Proc. Royal Soc. **90** 448.

bei Besprechung der mineralischen Ernährung der Pflanzen auch auf diese zurückkommen. Eine besonders gut balancierte Lösung, nicht nur für viele pflanzliche, sondern auch für tierische Objekte, ist das Seewasser; deshalb eignet es sich auch gut für plasmolytische Versuche, da Zellen in ihm länger aushalten als in reinen Salzlösungen und die Seesalzmischung offenbar keine schädlichen Einwirkungen auf die Kolloide der Plasmaoberfläche hat. BRENNER betont, daß die Plasmolyse in Seewasserlösungen bald zurückgeht. Ueberträgt man die Objekte wieder in Wasser, so wird der osmotische Wert bald wieder herabreguliert, so daß die Zellen, wieder in Seewasser übertragen, alsbald wieder in Plasmolyse gehen.

Originell ist die Methode, die OSTERHOUT[64]) anwendete, um Permeabilitätsänderungen festzustellen: Wenn Scheibchen lebender Pflanzengewebe — es wurden Meeresalgen (Laminaria u. a.) verwendet — zu Säulen aufeinandergeschichtet werden und der Widerstand gemessen wird, den sie dem elektrischen Strom entgegensetzen, so wird dieser Widerstand verändert, wenn die Gewebe vorher statt in Seewasser in isosmotische Lösungen verschiedener Salze gebracht werden. Diese Aenderung wird zurückgeführt auf eine Beeinflussung des lebenden Plasmas durch die Salze, und zwar wird geschlossen, daß Senkung des Widerstandes eine vermehrte Permeabilität des Plasmas bedeute und umgekehrt. Salze mit einwertigen Kationen, wie auch Mg-Salze erhöhen die Permeabilität in Konzentrationen, in welchen solche mit 2-wertigen, also Calcium-, Baryum-, Strontiumsalze, noch deutlicher aber Aluminium-, Cer-, Lanthansalze sie herabsetzen, aber auch bei letztgenannten wird endlich als Zeichen der Schädigung der Protoplasten die Permeabilität erhöht. Auch über den Verlauf der Widerstandsänderung macht OSTERHOUT Angaben: In NaCl-Lösungen von gleicher Leitfähigkeit wie Seewasser fällt der Widerstand dauernd bis zum Tod; wird die Alge bald wieder in Seewasser zurückgebracht, so erreicht der Widerstand wieder seine normale Höhe; werden aber erst nach längerer Versuchsdauer wieder normale Verhältnisse hergestellt, so steigt der Widerstand nicht mehr bis zur alten Höhe, die „Erholung" bleibt dann unvollkommen. Auch in Calciumchloridlösungen wird der zunächst über normale Höhe gestiegene Widerstand wieder normal, wenn der Aufenthalt darin nicht zu lange dauert. Sonst fällt der Widerstand unter normale Höhe und bleibt dann dauernd darunter. Zusatz von Aether bewirkt in nicht zu hoher Konzentration Erhöhung des Leitungswiderstandes bei Laminaria, hat also den entgegengesetzten Erfolg wie Kochsalz. Weitere Erfahrungen deuten auf spezifische Differenzen zwischen verschiedenen Meeresalgen. Auch Alkaloide können die Permeabilität herabsetzen.

Die Methode ist vielfach angefeindet worden und wohl auch noch nicht ganz geklärt[65]). Immerhin decken sich bemerkenswerterweise die Ergebnisse mit solchen, die auf ganz andere Weise und bei anderen Objekten gewonnen wurden, z. B. denen von HANSTEEN.

Schließlich sei daran erinnert, daß sich in einer Zelle nicht selten mehrere Vakuolen mit verschiedenem Inhalt finden, und diese haben aller Wahrscheinlichkeit nach Plasmahäute verschiedener Permeabilität. Die Organisation einer Zelle muß, wie HOFMEISTER ausgeführt hat, dahin wirken, die verschiedenen chemischen Produkte auseinanderzuhalten, und dazu dienen die Plasmahäute; wenn diese dann unter Umständen ihre Eigenschaften ändern, dann werden zuvor getrennte Körper miteinander in Berührung und zur Reaktion kommen. Es spielt demnach die Veränderlichkeit der Plasmahäute eine fundamentale Rolle im Leben der Zelle.

Ausscheidungen im Zellsaft. Sind nun auch die bisher genannten Methoden des Nachweises des Eindringens vieler Körper in die Zelle unanfechtbar, so haftet ihnen doch der Nachteil an, daß er nicht anschaulich ist; man sieht das Eindringen der Körper meistens nicht, man erschließt es nur. Manche der angeführten Körper

64) 1915 Journ. of biol. chem. **59** 317 u. 464; 1918 **36** 557. 1916 Bot. Gaz. **61** 148; 1917 **67** 317. 1919 Journ. gen. phys. **1** 299 u. 515; 1920 **3** 15; 1921 **4** 1. 1917 Science **45** 97.

65) STILES u. JORGENSEN 1918 Bot. Gaz. **65** 526. Ueber analoge Versuche mit besonderer Berücksichtigung der Salzanionenwirkung vgl. RABER 1920 Journ. gen. phys. **2** 541.

verraten jedoch das Eindringen in den Zellsaft, indem sie dort sichtbare Veränderungen hervorrufen. Zu diesen gehören Ausscheidungen unlöslicher Körper, wie man sie im Zellsaft nach Eindringen von Koffein, Antipyrin, Acetamid, auch von Ammoniumkarbonat, wahrnimmt. Ueber die Natur dieser Ausfällungen ist noch wenig bekannt[66]). In anderen Fällen, z. B. bei Verwendung von Ammonkarbonat, spielt vielleicht nur die Veränderung der saueren Reaktion des Zellsaftes eine Rolle. Sicher können wir das nachweisen, wenn es gelingt, eine Aenderung der natürlich in den Pflanzen vorkommenden Zellfarbstoffe zu erzielen (rote Rübe, rote und blaue Blüten), die ähnlich wie Lackmusfarbstoff als Indikatoren für Säuren oder Basen verwendet werden können.

Auch manche Glykoside erzeugen in Gerbstoff enthaltenden Zellen Niederschläge, so z. B. Saponin, woraus ebenfalls geschlossen werden kann, daß sie eindringen. Für andere Glykoside, etwa das in Heidekrautblättern vorkommende Arbutin, konnte RUHLAND auf plasmolytischem Wege nachweisen, daß es eindringt. So gilt jedenfalls für viele Glykoside, daß sie das lebende Plasma durchwandern können, und die von PFEFFER vertretene Anschauung, daß die Bedeutung der Glykosidbildung darin zu suchen sei, daß der Zucker durch Bindung an ein Aglykon nicht-permeierfähig gemacht werden soll, kann keine allgemeine Gültigkeit haben. Vielmehr kann der Sinn der Glykosidbildung häufig darin gesucht werden, daß giftige, im Stoffwechsel entstehende Aglykone entgiftet werden[68]).

Beachtenswert sind auch die Untersuchungen von BORESCH[69]), der in Fettmassen, welche knäuelförmig in den Zellen von bestimmten Moosen auftreten, Indikatoren für die Frage erkannte, welche Alkohole, Phenole, Alkaloide usw. in das lebende Protoplasma einzudringen vermögen, da sie in diesem Fall emulgierend wirken und jene Knäuel in kleine Tröpfchen verwandeln, ein Vorgang, der wieder rückgängig gemacht und an der lebenden Zelle studiert werden kann. Ueber die Frage des Eindringens der toxikologisch so wichtigen Alkaloide lagen schon lange Untersuchungen vor, hauptsächlich von OVERTON und von RUHLAND. Da Alkaloidsalzlösungen nicht nur die Moleküle und Ionen des Alkaloidsalzes, sondern wegen der hydrolytischen Spaltung der Salze auch freie Säure und freie Alkaloidbase enthalten, hatte sich in den Untersuchungen dieser Forscher die Frage zum Teil darum gedreht, welche von diesen Bestandteilen der Lösung ins Zellinnere eindringen, und beide waren zu dem gleichsinnigen Ergebnis gelangt, daß nicht die Moleküle oder Ionen, sondern die frei abgespaltenen Basen eindringen und im Zellinnern ihre Wirkung entfalten. RUHLAND[70]) hatte dies z. B. durch den Befund bewiesen, daß beim Vergleich von Alkaloidsalzlösungen und Lösungen der freien Base die Wirkung dann die gleiche war, wenn die Salzlösung so viel freie Base abgespalten enthielt, als die zum Vergleich herangezogene Basenlösung solche enthielt. BORESCH nun wandte auf sein Objekt dieselbe Fragestellung an und fand, daß hier die eben emulgierenden Grenzkonzentrationen von Alkaloidsalz- und Basenlösung ganz nahe beieinander liegen, woraus er schließen kann, daß in diesem Fall, anders wie bei anderen Objekten, auch das Alkaloidsalz bzw. die Alkaloidkationen eindringen — wiederum ein recht bemerkenswerter Fall für spezifische Differenzen. Sodann ist hinzuweisen auf die Studien von WILLIAMS, der gerbstoffhaltige Gewebe in Na- oder K-Salzlösungen brachte, und aus den Fällungen, welche nach solcher Behandlung Eisenchlorid- oder Kaliumbichromatlösungen in der Zelle bewirkten, schloß, daß die erstgenannten Salze das Protoplasma für die letzteren permeabel gemacht hatten[71]).

---

66) v. WISSELINGH 1914 Beih. Bot. Cbl. **32** (I) 155 hält die durch Koffein oder Antipyrin bewirkten Fällungen für Gerbstoffverbindungen. Nach LÖW (zuletzt 1917 Flora **109** 317), der sie Proteosomen nennt, enthalten sie wesentlich nur einen sehr labilen Eiweißkörper, der allenfalls Gerbsäure als Beimengung enthält.

67) v. WISSELINGH (l. c.) bestreitet die Ungiftigkeit des Methylenblaus, wenigstens für Spirogyra.

68) RUHLAND 1914 Jahrb. wiss. Bot. **54** 391.

69) BORESCH 1914 Zeitschr. f. Bot. **6** 97. 1919 Bioch. Zeitschr. **101** 110.

70) RUHLAND zit. bei 68, dort ältere Lit.; vgl. auch A. TRÖNDLE zit. bei 53.

71) 1918 Ann. of Bot. u. 1922 **36** 563.

Farbstoffspeicherung. Am anschaulichsten ist der Durchgang vieler Anilinfarbstoffe durch das Protoplasma, mit dem zuerst PFEFFER[72]) bekannt gemacht hat. Da die in den Vakuolen gelöst vorkommenden natürlichen Farbstoffe, solange das Protoplasma normal funktioniert, nicht zu exosmieren vermögen, hatte man das Protoplasma als impermeabel für Farbstoffe betrachtet, wußte aber andererseits, daß das getötete Protoplasma sehr viele Farbstoffe aufnimmt und speichert. Die meisten Anilinfarbstoffe sind aber Gifte für die Zelle, und wenn man nicht ganz verdünnte Lösungen anwendet, dringen sie erst ein, nachdem sie das Protoplasma getötet haben. Unter den relativ wenig giftigen steht Methylenblau obenan, das in einer Konzentration von 1:100 000 oder 1:10 000 von den Pflanzen ohne Schädigung leicht ertragen wird[67]). Eine Lösung von 1 in 100 000 Wasser ist nun zwar in einer Schichtdicke von einigen Zentimetern eine schöne blaue Flüssigkeit; in einer Kapillare von 0,1 mm Durchmesser ist aber unter dem Mikroskop nichts mehr von ihr zu sehen. Würde also der Zellsaft von Spirogyra aus einer solchen Lösung bestehen, so wäre davon nichts zu entdecken. Daraus folgt, daß ein Farbstoff sehr wohl durch das Protoplasma diffundieren kann, ohne daß er deshalb in der Vakuole sichtbar werden muß. Tatsächlich fand aber PFEFFER bei Verwendung von Methylenblau ($^1/_{100000}$) nach kurzer Zeit in den Wurzelhaaren von Trianea deutlich blau gefärbten Zellsaft, während bei Spirogyra blaue, körnige Massen als Ausscheidungen in der Vakuole auftraten. Es muß also nicht nur eine Diffusion durch das Plasma stattgefunden haben, es muß auch eine Speicherung in der Vakuole erfolgt sein. Diese kommt dadurch zustande, daß der hereintretende Körper in einer Weise verändert wird, daß er nicht mehr herausdringen kann, und daß er für nachdringenden Farbstoff Platz schafft. Damit lernen wir eine Erscheinung von weiter Verbreitung kennen, die bei der Stoffaufnahme der Pflanze von Wichtigkeit ist. Durch Diffusion kann im Zellsaft eine Ansammlung eines gebotenen Stoffes im besten Fall in der gleichen Konzentration erfolgen, wie sie der Stoff außerhalb hat; da aber die meisten, der Pflanze in der Natur zu Gebote stehenden Lösungen recht verdünnte sind, so kann durch Diffusion allein nur eine sehr verdünnte Stoffmenge ins Innere der Pflanze gelangen; wenn aber im Innern die eintretenden Stoffe fortgesetzt in unlösliche oder in eine veränderte und nicht diffundierende Form gebracht werden, geht die Stoffeinwanderung immer fort.

Es nimmt demnach die Zelle Stoffe nicht so, wie sie ihr geboten werden, unterschiedslos auf, sondern sie vermag qualitativ und quantitativ zu wählen. So kann es kommen, daß ein in der Natur weit verbreiteter Körper in der Zelle fehlt, weil er nicht diosmiert, während ein anderer seltener Körper sehr stark in ihr gespeichert wird. Nur in wenigen Fällen kennen wir die Ursache der Speicherung, so z. B. bei der Lemnawurzelzelle, die Methylenblau aufgenommen hat. Der Farbstoff hat sich hier mit Gerbstoff verbunden und das gerbsaure Methylenblau kann das Protoplasma nicht durchwandern[73]). In der

72) PFEFFER 1886 Unters. Tübingen 2 179.

73) v. WISSELINGH 1913 Versl. Kon. Akad. Wetsch. Amsterdam S. 1239 bestreitet, daß es sich um gerbsaures Methylenblau handle (gleichwohl haben wir oben die klassische Darstellung PFEFFERS wiedergegeben), und ganz neue Versuche SCHAEDES (1923 Jahrb. wiss. Bot. 62 65; da auch weitere Angaben über die mikro-

Tat tritt keine Aufnahme und keine Speicherung ein, wenn man die Zelle statt in Methylenblau in gerbsaures Methylenblau bringt. Andererseits diosmiert das in der Zelle entstandene gerbsaure Methylenblau nicht nach außen, wenn man die Zelle in Wasser zurückversetzt; fügt man aber dem Wasser einige Tropfen Zitronensäure zu, so verschwindet die blaue Färbung nach kurzer Zeit, indem sich jetzt gerade der umgekehrte Prozeß geltend macht, wie bei der Speicherung; es dringt zunächst nur sehr wenig Zitronensäure in die Zelle ein und verbindet sich mit dem Methylenblau; dadurch wird Platz für neu eintretende Zitronensäure geschaffen, und da diese Verbindung auch imstande ist, das Plasma zu durchwandern, verschwindet durch Diffusion bald jede blaue Färbung in der Zelle [74]). Nicht immer handelt es sich bei der Speicherung um solche Verbindungen. In vielen Fällen sind gewiß noch weniger große, in anderen Fällen größere Veränderungen eingetreten. Zu den letzteren rechnen wir z. B. die Bildung unlöslicher Stärke aus eindringendem Zucker, zu ersteren die oben erwähnten Ausfällungen durch Ammoniumkarbonat, die durch einfaches Auswaschen mit Wasser beseitigt werden können. In den meisten Fällen haben wir gar keine Kenntnis darüber, wie eine Speicherung im Zellsaft zustande kommt; so, wenn sich z. B. Nitrate oder andere anorganische Salze im Zellsaft in höherer Konzentration ansammeln als in der Außenflüssigkeit; dann ist eine lockere Bindung (Adsorption) derselben an irgendwelche andere Stoffe nicht ausgeschlossen.

Auch in anderer Weise läßt sich eine Permeabilität des Protoplasmas für Nährstoffe erweisen: Der Zellkern reagiert durch Ortsveränderungen auf einseitig in die Zelle eindringende Stoffe (Chemotaxis, vgl. Bd. 2, Kap. 7). Es hat sich gezeigt, daß z. B. in der Epidermis der Zwiebelschalen eine solche Veränderung der Kernlage durch Salze, Alkalien und anorganische Säuren sowie durch Zuckerarten, wenn diese Stoffe genügend verdünnt sind, sich erzielen läßt. Diese Stoffe dringen also auch alle durch das Plasma ein. Weiter aber hat sich ergeben, daß auch Wurzelhaare, Pollenschläuche und Pilzfäden, die über diese Epidermiszellen hinwegwachsen, in ihnen eine entsprechende Verlagerung des Zellkernes herbeiführen. Es exosmieren also aus diesen Objekten Stoffe und dringen in die Zellen der Zwiebelepidermis ein [75]).

Lipoidtheorie der Plasmahäute. Wir legen uns jetzt die Frage vor, worauf die ungleiche Permeabilität des Protoplasmas für verschiedene Substanzen beruht. Overton [76]) hat versucht, die Stoff-

---

skopisch sichtbaren Vorgänge beim Speichern von Farbstoff im Zellsaft) lehren, daß es im Zellsaft der Wurzelhaare des Froschbisses Eiweißkristalle sind, die sich beim Behandeln der lebenden Zellen mit Methylenblau (u. a. Farbstoffen) in amorphe, gefärbte Körper verwandeln.

74) Nach Versuchen Brenners (1917/18 Öfv. Vet. Soc. För. 60 A.) ist es nicht anzunehmen, daß Säuren, auch wenn sie sehr verdünnt sind, unbeschädigtes Protoplasma passieren. So erklärt es sich auch, daß Zellsaft sauer reagiert, und die Säure aus ihm nicht durch das Protoplasma nach außen tritt. Früher nahm man an, daß verdünnte Säuren das lebende, ungeschädigte Plasma leicht durchdringen könnten, und daß die Säure des Zellsaftes in diesem durch Verkettung an Vakuoleneiweiß festgehalten werde. Ruhland 1914 Jahrb. wiss. Bot. **54** 392.

75) Ritter 1911 Zeitschr. f. Bot. **3** 1.

76) Overton 1895 Vierteljahrsschr. d. Naturf. Gesellsch. Zürich. 1899 Ebenda. 1900 Jahrb. wiss. Bot. **34** 669.

aufnahme in das Plasma auf das Prinzip der „auswählenden Löslichkeit" zurückzuführen: nur solche Stoffe vermögen einzudringen, die in der Hautschicht des Plasmas löslich sind. Nun ergaben die Studien Overtons, daß am schnellsten diejenigen Substanzen eindringen, die wie z. B. Alkohol, Aether, Chloroform, Chloralhydrat[77]), durch ihre Leichtlöslichkeit in fetten Oelen ausgezeichnet sind. Da aber nicht angenommen werden kann, die Hautschicht bestände aus Oel, so stellte Overton die Hypothese auf, ihr maßgebender Bestandteil sei Cholesterin (Lipoid). In der Tat zeigte sich, daß die Löslichkeit in Cholesterin noch viel besser als die in Oel mit der Aufnahme in das Protoplasma übereinstimmt, besonders bei den Anilinfarben. Es kommt dazu, daß nach Overton durch eine Cholesterinhaut ebensogut die Aufnahme von fettem Oel verständlich würde, wie die von Wasser. Cholesterin vermag in der Tat Wasser aufzunehmen; Nathansohn[78]) hat aber gezeigt, daß das Lösungsvermögen des Cholesterins durch Wasseraufnahme völlig verändert wird. Aus diesem und auch aus anderen Gründen[79]) verwirft Nathansohn die Annahme einer homogenen Hautschicht und vermutet, daß eine Art von Mosaik, abwechselnd zusammengesetzt aus Cholesterin und lebenden Plasmateilen, die Peripherie des Plasmas einnehme. In ihr würden die Cholesterinmoleküle dann die Durchlässigkeit für die fettlöslichen Stoffe bedingen, der Durchtritt von Wasser, Salzen und etwa noch den atmosphärischen Gasen würde durch die Plasmateile erfolgen und von diesen auch in der oben erwähnten Art *reguliert* werden.

Auch Czapek[80]) schließt sich dieser Anschauung an. Er zieht die *Oberflächenspannung* des Protoplasmas in Betracht und hat eine Methode ausgearbeitet, sie zu messen. Er benutzt *oberflächenaktive* Stoffe, d. h. solche, die die Oberflächenspannung ihres Lösungsmittels herabsetzen, und zeigt, daß Lösungen dieser unabhängig von ihrer chemischen Zusammensetzung, bei einer ganz bestimmten Oberflächenspannung plötzlich das Protoplasma permeabel machen, so daß vorher in der Vakuole lokalisierte Stoffe nun herausdiffundieren können. Auf Grund der S. 17 genannten physikalischen Lehren nimmt Czapek an, daß Stoffe, die die Oberflächenspannung des Protoplasmas herabsetzen, sich in der äußersten Plasmahaut ansammeln müssen. Aus diesen werden sie dann durch eine Substanz, die etwas mehr oberflächenaktiv ist als sie selbst, zurückgedrängt, und dadurch wird die Permeabilität hergestellt. Er vermutet nun, daß es die Lipoide der Plasmahaut seien, die beim Eintreten der Exosmose „zurückgedrängt" werden. Da aber entgegen der Annahme Czapeks die Spannung zwischen den trennenden Oberflächen zweier sich nicht mischender Flüssigkeiten durch Bestimmung der Oberflächenspannung der Lösungen, wenn sie einzeln mit Luft in Berührung stehen, wie es in seinem Apparat der Fall ist, nicht gemessen werden kann, sind seine die Oberflächenspannung zwischen Protoplasma und Lösung der oberflächenaktiven Stoffe angeblich anzeigenden Zahlen unzulänglich[81]).

---

77) Vollständige Aufzählung bei Overton 1899 zit. in 76.

78) Nathansohn 1902—1904 Jahrb. wiss. Bot. **38** 241; **39** 607; **40** 403.

79) Vgl. Pfeffer Physiologie **2** 342.

80) Czapek 1911 Ueber eine Methode zur direkten Bestimmung der Oberflächenspannung der Protoplasmahaut. Jena.

81) Vernon 1913 Bioch. Zeitschr. **51** 1; Czapek 1914 Int. Zeitschr. f. phys.-chem. Biol. **1** 108; Ruhland 1915 Zeitschr. f. Bot. **7** 441; Stiles u. Jorgensen 1917 Ann. of Bot. **31** 47 bringen Gewebe in Lösungen von Anelektrolyten, deren Einfluß auf die Permeabilität untersucht werden soll, und schließen aus der Erhöhung der Leitfähigkeit der Lösung auf Austritt von Elektrolyten aus der Zelle; auch sie lehnen Czapeks Anschauung ab. Lepeschkin 1923 Bioch. Zeitschr. **139** 280. Vgl. auch die Ablehnung der Lipoidtheorie durch Verkade 1921 Bakt. Cbl. II **52** 273.

Ultrafiltertheorie. Hauptsächlich von RUHLAND [82]) sind wichtige Bedenken gegen die Lipoidtheorie beigebracht worden. Eine wesentliche Rolle spielen bei RUHLANDS Argumentationen die organischen Farbstoffe. Es hat sich gezeigt, daß sie in viel größerem Maße durch das lebende Plasma durchgehen, als man früher dachte. Besonders wenn man sie mit dem Transpirationsstrom in Pflanzenstengeln aufsteigen läßt [83]), dringen sie leichter ein, als wenn man wassergesättigte Zellen in sie einlegt. RUHLAND zeigte nun, daß die Proportionalität zwischen Aufnahmefähigkeit und Lipoidlöslichkeit bei den künstlichen organischen Farbstoffen durchaus keine strenge ist.

Es diosmieren zweifellos auch gänzlich fettunlösliche Farbstoffe, z. B. die meisten sauren (negativ geladenen) deren Eindringen OVERTON u. a. im allgemeinen geleugnet hatten; unter Umständen war es nötig, durch Plasmolyse den Zellsaft zu konzentrieren, um so das Eindringen sichtbar zu machen. Andererseits gibt es fettlösliche Farbstoffe, die zurückgehalten werden. RUHLAND findet nun, daß ausschließlich die Größe der Teilchen bei diesen Kolloiden bestimmt, ob sie eindringen können oder nicht. Diese Teilchengröße aber kann nicht mit dem Ultramikroskop festgestellt werden, sondern nur mit Hilfe der sog. Ultrafiltration durch konsistente Gallerte. So kommt RUHLAND zu dem Resultat, daß diese Kolloide durch Poren des Plasmas eindringen. Und dieser „Ultrafilterregel" fügen sich auch Stoffe, die in natura in der Pflanze kolloidal vorkommen: Inulin, Glykogen, Dextrin können nicht diosmieren, da ihre Teilchen zu groß sind; wohl aber die in wässeriger Lösung hydrolytisch abgespaltenen kolloidalen Alkaloidbasen, die durch geringe Teilchengröße charakterisiert sind, desgleichen hochdisperse Glykoside, auch Enzyme, die auch Kolloide mit hohem Dispersionsgrad sind. Wenn Enzyme normalerweise doch im Innern der Zelle zurückgehalten werden, so macht RUHLAND dafür ihre Adsorption an Eiweißkörper verantwortlich, und diese Anschauung faßt neuerdings mehr und mehr Fuß in der Enzymlehre.

Haftdrucktheorie. Fügen sich nun dieser Ultrafilterregel RUHLANDS [84]) der zufolge bei Kolloiden lediglich die Teilchengröße die Importfähigkeit bedingt, alle daraufhin untersuchten kolloidal gelösten Stoffe, so zeigen sich schon bei manchen Alkaloidbasen, die auf der Grenze zwischen kolloidem und kristalloidem Zustand stehen, gewisse Abweichungen, und es mußte nach einem Ausdruck für die Permeabilitätsverhältnisse gesucht werden, der nicht nur kolloide, sondern auch kristalloide Lösungen gleichmäßig umfaßt. Da greift nun RUHLAND zu der TRAUBEschen Haftdrucktheorie: Stoffe, die einen geringen Haftdruck haben (kapillaraktiv, oberflächenaktiv sind), z. B. Alkohole, Aether usw., desgleichen die oberflächenaktiven Kolloide, diese aber nur dann, wenn ihre Teilchen nicht zu groß sind, um die Poren der Plasmahaut zu passieren, diosmieren im allgemeinen leicht. Nicht kapillaraktive Stoffe jedoch, z. B. Salze, dringen langsam, eventuell gar nicht ein. Im übrigen ist die Durchlässigkeit für Kristalloide noch nicht physikalisch erklärbar, erst recht nicht die Regulierbarkeit der Permeabilität für sie. Teleologisch ist vielleicht ihr meist langsames Eindringen damit zu erklären, daß sonst die Zelle mit ihnen überschwemmt werden könnte, ehe die Plasmahaut ihren Regulationsmechanismus spielen lassen kann. Aus einigen der oben genannten FITTINGschen Ergebnisse darf man vielleicht schließen, daß auch „langsam eindringende" Körper faktisch im ersten Augenblick, in dem sie geboten werden, sehr rasch eindringen, und daß ihr lang-

82) RUHLAND 1912 Jahrb. wiss. Bot. **51** 376; 1914 **54** 391. Ders. 1913 Biol. Cbl. **33** 337 (Enzyme).
83) KÜSTER 1911 Jahrb. wiss. Bot. **50** 61.
84) 1914 Jahrb. wiss. Bot. **54** 391.

sames Eindringen schon eine Folge des Einsetzens des Regulationsmechanismus ist.

Gegen die Farbstoffversuche Ruhlands, auf die sich die Ultrafilterregel gründet, sind nun aber seitens Collanders[85]) Bedenken geltend gemacht worden. Zunächst weist er auf das spezifisch verschiedene Verhalten verschiedener Zellen gegenüber sauren Farbstoffen hin. Zellen in der Nähe der Leitbündel, Blumenblattzellen usw. speichern saure Farbstoffe, desgleichen embryonale Zellen, während andere ihre Aufnahme verweigern. Auch Küster[86]) kommt neuerdings zu ganz ähnlichen Ergebnissen: Leitbündelnahe Zellen, ferner Palissadenzellen, nicht aber Schwammparenchymzellen nehmen saure Farbstoffe auf, wenn man sie durch den Transspirationsstrom in den Sprossen steigen läßt. Sieht man aber von solchen Zellen ab, die saure Farbstoffe speichern, so findet Collander, daß eben doch die Overtonsche Regel, allerdings nicht ganz ohne Ausnahmen, zutrifft, daß saure lipoidunlösliche Farbstoffe schwer, basische lipoidlösliche leicht permeieren. Dies spricht nach Collander wieder eher für die von Ruhland verworfene Lipoidtheorie.

Allerdings diskutiert er auch andere Theorien, die für die Aufnahme von Stoffen in Frage zu ziehen sind. So die eben genannte Haftdrucktheorie, wobei er betont, daß eine solche nicht nur mit dem Haftdruck der Stoffe im Wasser, sondern auch mit dem freilich unbekannten Haftdruck der Stoffe an den Teilchen der Plasmahaut rechnen müßte. Solchen Haftdruck könnte man sich als Adsorption der Stoffe an den Bausteinen der Plasmaschicht vorstellen; tatsächlich werden ja auch in neutraler Lösung basische Farbstoffe stark, saure schwach adsorbiert. Auch wird die Aufnahme basischer Farbstoffe durch H-Ionen gehemmt, die saurer durch sie begünstigt, eine Erscheinung, die parallel geht mit der Adsorptionsbeeinflussung. Ferner hemmen mehrwertige Kationen die Adsorption basischer Farbstoffe, fördern die von sauren; gleichsinnig beeinflussen sie die Aufnahme der Farbstoffe. Es wäre auch noch mit Collander der elektrischen Theorie von der Stoffaufnahme zu gedenken[87]). Wandert die kolloide Phase eines Sols kathodisch im Potentialgefälle, so sind die Teilchen gegen Wasser positiv, wandert sie anodisch, so sind sie negativ geladen. Nimmt man nun an, die Bausteine der Plasmahaut seien negativ geladen. wie z. B. Eiweißteilchen, so ist es durchaus begreiflich, daß die positiv geladenen Teilchen der basischen Farbstoffe stärker adsorbiert werden — womit allerdings ihr Eindringen durch die peripheren Partien des Plasmas ins Zellinnere keineswegs erklärt wäre[88]).

Die Collanderschen Versuchsergebnisse bringen offenbar Stützen für die Lipoidtheorie, die Ultrafiltertheorie aber würden sie, wie Ruhland betont, nur dann stürzen können, wenn von Collander mehr Rücksicht auf die Teilchengröße der benutzten Farbstoffe, mittels Diffusionsversuchen in Gelatinegelen genommen worden wäre.

Aufbau der Plasmahaut aus Phosphatiden. Hier sind endlich anzuschließen die von uns schon gelegentlich genannten Anschauungen Hansteens[89]). Aus mikroskopischen und ultramikroskopischen Beobachtungen, vor allem aber aus der frappanten, von Molisch bestätigten Beobachtung, daß Wurzeln intra vitam Phosphatide an destilliertes Wasser abgeben aber keine Eiweißkörper, folgert er, daß die äußere Plasmahaut lediglich aus Phosphatiden bestehen soll, und zwar soll das Dispersionsmittel dieser kolloidalen Schicht zusammengesetzt sein aus quellbaren, in Wasser nicht löslichen, die disperse Phase aber aus

85) 1921 Jahrb. wiss. Bot. **60** 354; vgl. auch Schaede l. c.
86) 1921 Zeitschr. wiss. Mikr. **38** 280.
87) Kritik bei Ruhland 1912 Ber. Bot. Ges. **31** 304. 1913 Bioch. Zeitschr. **54** 59.
88) Vgl. noch Redfern 1922 Ann. of Bot. **36** 511.
89) Vgl. S. 25; dazu Dorner 1922 Bakt. Cbl. II **56** 14; Metzner 1923 Chem. Ztg. 53.

wasserlöslichen Phosphatiden. Diese Phospatidschicht soll die Zellhaut durchsetzen. Höhere Temperatur[90]), Alkalisalze in verhältnismäßig niedrigen Konzentrationen lockern diese Schicht, und steigern ihre Permeabilität, niedere Temperatur oder Kalksalze festigen sie unter Herabsetzung der Permeabilität; stärker konzentrierte Salzlösungen, z. B. in plasmolysierender Konzentration, setzen die Permeabilität stets herab. Diese Phosphatide sollen nun natürlich für den Stoffimport und Export von maßgeblicher Bedeutung sein. Trotzdem ist Hansteen kein blinder Anhänger der Overtonschen Lipoidtheorie. Er glaubt, daß die Phosphatide in vivo ganz andere Permeabilitätsverhältnisse darbieten als Lipoide in vitro, so daß man aus Lipoidpräparaten keinerlei Rückschlüsse auf ihr Verhalten in der Zelle machen könne. Die Anschauung hat viel Bestechendes, freilich wird es schwer sein sie experimentell nun wirklich zu beweisen.

Permeabilität der Zellwand. Zum Schluß bemerken wir noch, daß Exosmose und Endosmose nicht nur von den Eigenschaften des Protoplasmas abhängt, sondern, daß auch die Zellhaut manchmal eine Impermeabilität für gewisse Stoffe bedingen kann, nämlich dann, wenn sie nicht als typische Zellulosewand auftritt, sondern verkorkt ist oder Einlagerungen enthält[91]), die unter Umständen nicht ohne weiteres mikroskopisch sichtbar zu sein brauchen.

Auch von selektiver Permeabilität toter Samenschalen kann man reden, insofern gewisse von ihnen bestimmte Salze durchlassen, andere nicht[92]). Sogar als Verschlußhäute von Osmometern[93]) hat man sie benutzt und mancherlei Versuche damit angestellt. Die Existenz solcher toter semipermeabler Häute hat nun Rippel[94]) dazu veranlaßt, die Frage aufzuwerfen, ob nicht vielleicht in manchen Fällen, in denen die Zellulosehaut Salze scheinbar glatt permeieren läßt, sie in Wirklichkeit doch semipermeabel ist, und zwar dann, wenn man mikroskopische Schnitte für Plasmolyseversuche benutzt. Hier könnte ja eventuell die plasmolysierende Lösung gar nicht durch die Zellhaut als solche, sondern durch Poren in ihr, die normalerweise Plasmodesmen führen, an das Plasma gelangen; so könnte Permeabilität tatsächlich semipermeabler Häute vorgetäuscht werden, wieder ein Hinweis darauf, daß es sich empfiehlt, möglichst unverletzte Objekte, z. B. Algenzellen usw., für plasmolytische Versuche zu verwenden. Der heutige Stand der Frage ist aber doch wohl der[95]), daß wassergetränkte Zellulosehäute für die üblichen, als Plasmolytika verwendeten Kristalloide permeabel sind, wie wir es oben immer angenommen haben. Kolloide, welche nicht in die Zelle hineingelassen werden, dürften aber gelegentlich schon von der Zellhaut zurückgehalten werden[96]). Klebs[97]) wies nach, daß die Zellen von Farnprothallien durch mit Kongorot angefärbte Zuckerlösungen plasmolysiert werden, ohne daß der Farbstoff in den Raum zwischen Zellhaut und Plasma eindringt. Im Gegensatz zu diesen Membranen lebender Zellen wurden die Zellwände der Rhizoiden mit Kongorot durchgefärbt, ließen also den Farbstoff hinein. Ob dieser Unterschied zwischen den Zellhäuten lebender und toter Zellen physikalisch bedingt ist oder auf chemi-

90) Der Einfluß der Temperatur auf die Permeabilität des Plasmas für Salze usw. ist nicht selten diskutiert worden. Osterhout 1917 Bot. Gaz. **63** 317 fand einen Temperaturkoeffizienten von 1,33 (d. h. bei Steigerung der Temperatur um 10° steigt die Permeabilität von 1 auf 1,33) und schließt daraus, daß sie kein chemischer Vorgang sein kann. Vgl. auch Denny 1917 Bot. Gaz. **63** 373.

91) Krömer 1903 Bibl. botanica. Heft 59. Brown 1907 Ann. of Bot. **21** 79. Schröder 1911 Flora **102** 186. Rufz de Lavison 1910 Rev. gén. de bot. **22** 225.

92) Shull 1913 Bot. Gaz. **54** 169. Collins 1918 Ann. of Bot. **32** 381.

93) Denny 1917 Bot. Gaz. **63** 373 u. 468.

94) Rippel 1918 Ber. Bot. Ges. **36** 202, u. 1917 Biol. Cbl. **37** 477.

95) Schröder 1922 Biol. Cbl. **42** 172 (hier Zusammenfassung der Frage).

96) Lepeschkin 1913 Kolloidzeitschr. **13** 181. Ruhland 1914 Jahrb. wiss. Bot. **54** 391.

97) Klebs 1919 Heidelb. Akad. d. Wiss., math.-nat. Kl. Biol. B. Abh. 18, u. Dorner zit. S. 44.

schen Einlagerungen, die mit dem Tod verschwinden, ähnlich etwa solchen, wie HANSTEEN sie postuliert, beruht, ist noch zweifelhaft[98]).

Donnangleichgewicht. Kompliziert wird die Sachlage, wenn eine Membran von ähnlichen Permeabilitätsverhältnissen, wie pflanzliche Zellmembranen, welche kristalloide Ionen durchläßt, kolloide aber nicht, auf der einen Seite bespült wird von der Lösung eines gewöhnlichen Elektrolyten mit diffusiblen Ionen, auf der anderen Seite aber von der Lösung eines „Kolloidelektrolyten", d. h. eines Körpers, dessen eine Ionen kristalloid und diffusibel, dessen andere Ionen aber kolloid und nicht diffusibel sind, wie das z. B. für Lösungen von ionisiertem (nicht isoelektrischem) Eiweiß zutrifft. Es stellt sich dann ein sog. Donnangleichgewicht ein: Das Produkt der diffusibeln, entgegengesetzt geladenen Ionen ist beiderseits gleich, wenn das osmotische Gleichgewicht erreicht ist. Dabei ist die Gesamtkonzentration der kristalloiden Ionen auf der Seite des Kolloidelektrolyten (also in der Eiweißlösung) größer als auf der anderen. Offensichtlich können in der lebenden Pflanzenzelle ähnliche, wenngleich viel kompliziertere Verhältnisse eintreten. Nach LOEB ist osmotischer Druck, Quellung, Viskosität von Elektrolyt- umspülten Eiweißlösungen durch die DONNANsche Regel bestimmt[99]).

Endodermis. Interessant sind die Permeabilitätsverhältnisse der Wände von Endodermiszellen, die durch den Besitz des „CASPARIschen Streifens" ausgezeichnet sind. Dieser Streifen läßt feinere Hydrosole permeieren, gröbere, die in der Zellhaut selbst noch wandern können, bleiben aber vor ihm liegen. Dies wurde von ZIEGENSPECK[100]) nicht nur für Farbstoffe von verschiedenem Dispersitätsgrad nachgewiesen, sondern, was in biologischer Hinsicht bedeutungsvoller ist, auch für kolloidale Eisenlösungen; nur solche von hohem Dispersionsgrad werden von dem Streifen durchgelassen. Gegenüber Wasser aber und Stoffen, die in das Protoplasma eindringen können, ist auch er durchlässig.

Negative Osmose. Schließlich noch im engen Anschluß an Ausführungen von STERN[101]) ein kurzes Wort über die Erscheinungen der sog. negativen Osmose. So bezeichnet man die zunächst unverständliche aber schon lange bekannte Erscheinung, daß im Steigrohr des Osmometers, wenn man ihn in verdünnte Säurelösungen statt in reines Wasser stellt, das Wasser steigt, daß es umgekehrt sinkt, wenn man in das Osmometer statt Wasser verdünnte Säure einfüllt. Man sollte in beiden Fällen, Undurchlässigkeit der Osmometermembran für die Säure vorausgesetzt, das Umgekehrte erwarten. Die Erklärung liegt, falls die Membran quellbar ist, darin, daß man einen Zusammenhang zwischen Osmose und Quellungsgeschwindigkeit beobachten konnte: Die Richtung der durch eine quellbare Membran diosmierenden Flüssigkeitsströmung geht von der Flüssigkeit, in der die Quellungsgeschwindigkeit größer ist zu der, in welcher sie geringer ist. In Säurelösungen, die das Phänomen der negativen Osmose geben, wird also die Quellungsgeschwindigkeit der Osmometermembran größer sein als im Wasser. Die Wirkung der Säure kann gegebenenfalls so kräftig sein, daß die normale osmotische Wirkung anderer Stoffe überkompensiert wird. Außerdem können elektrophoretische Erscheinungen bei der negativen Osmose beteiligt sein, auf die wir nicht eingehen.

Ob nun solche negative Osmose auch bei Pflanzenzellen eine Rolle spielt, steht noch dahin. Es wäre nicht ausgeschlossen, daß das Platzen von Zellen, wenn man sie mit Lösungen verdünnter Säuren behandelt, durch negative Osmose mitbedingt ist.

---

98) Vgl. noch WISSELINGH 1920 Flora **13** 359; dazu RUHLAND 1922 Zeitschr. f. Bot. **14** 80.

99) LOEB 1923 Naturwissenschaften 213. Vgl. auch die Zusammenfassung durch RUHLAND 1922 Bot. Cbl. **N. F. 1** 74.

100) 1921 Ber. Bot. Ges. **39** 302. Ueber Permeabilität tertiär verdickter Endodermen vgl. BIRCH 1920 Jahrb. wiss. Bot. **59** 171.

101) STERN 1919 Ber. Bot. Ges. **37** 334. Einige Notizen über „Elektroosmose" folgen später (Kap. 4).

3. Kapitel.

Die Wasseraufnahme.

Wir verlassen jetzt die Zelle, die, allseitig von Wasser umgeben, nur dieses selbst und die in ihm gelösten Gase oder festen und flüssigen Körper nach Maßgabe der Permeabilität des Protoplasmas in ihr Inneres aufnehmen kann, und fragen nach der Stoffaufnahme bei komplizierter gebauten Pflanzen. Handelt es sich um einen Zellkörper, wie wir ihn bei höheren Algen (Florideen, Fucaceen) antreffen, oder um eine untergetaucht lebende, nicht im Boden wurzelnde Phanerogame (z. B. Lemna trisulca), so haben deren oberflächlich gelegene Zellen in bezug auf Stoffaufnahme aus der Außenwelt keine Differenz gegenüber der bisher besprochenen freilebenden Einzelzelle aufzuweisen. Neben Oberflächenzellen finden wir aber auch „Binnenzellen", und man könnte glauben, sie seien von einem direkten Verkehr mit dem Außenmedium abgeschlossen, es könnten zu ihnen nur solche Stoffe eindringen, die von den mehr peripher gelegenen Zellen aufgenommen worden sind. Dann würde also über das Eindringen von Stoffen in diese Binnenzellen in erster Linie die Hautschicht der Oberflächenzellen entscheiden. Tatsächlich haben aber die Binnenzellen doch auch die Möglichkeit eines direkten Verkehrs mit dem Außenmedium, denn sie sind mit diesem durch die Zellwände verbunden, in welchen ja im allgemeinen[1]) alle in Betracht kommenden Stoffe, vor allem das Wasser selbst, sich bewegen können.

Im Prinzip gilt das gleiche auch für die Landpflanze, und man könnte sagen, daß eine Zelle in der höchsten Knospe oder dem höchststehenden Blatte eines Eichbaumes durch Zellmembranen mit der wässerigen Lösung im Erdboden, in den die Wurzel sich einsenkt, in direkter Verbindung stehe, wenn auch zwischen ihr und den Wurzelenden Tausende oder Millionen von Zellen liegen. In der Praxis aber ist dieser Fall ganz verschieden von dem vorigen, denn ein für die Pflanze in Betracht kommender Stoffaustausch auf diese Weise ist wegen der großen Entfernung unmöglich. So stellen wir der Stoffaufnahme der untergetauchten Einzelzelle die der Landpflanze als einen zweiten Typus gegenüber. Und es bedarf nicht erst physiologischer Untersuchungen, um einzusehen, daß bei der Landpflanze die beiden auch vom Laien unterschiedenen Teile, die Wurzel und der beblätterte Sproß, in bezug auf Nahrungsaufnahme sich wesentlich verschieden verhalten. Die Wurzel nimmt das im Boden vorhandene Wasser und die in ihm gelösten Stoffe auf, sie schließt sich also an die bisher besprochenen Verhältnisse an; der Sproß aber nimmt wesentlich gasförmige Körper aus der Atmosphäre auf. So ergibt sich naturgemäß für das Folgende eine getrennte Behandlung der aus dem Boden und der aus der Atmosphäre stammenden Bestandteile der höheren Pflanze.

Aus dem Boden nimmt die Pflanze vor allen Dingen Wasser auf, dessen Unentbehrlichkeit für alle Organismen bekannt ist. Wenn wir auch ganz davon absehen, daß die Elementarstoffe, die das Wasser zusammensetzen, der Sauerstoff und der Wasserstoff, in Verbindung

1) Ueber die Wände der Endodermiszellen vgl. S. 46.

mit dem Kohlenstoff die wichtigsten Bausteine für organische Verbindungen bilden, und nur das Wasser als solches in Betracht ziehen, so leuchtet seine Unentbehrlichkeit ein, weil es ein normaler Bestandteil einer jeden Zellmembran ist, die ja in der lebenstätigen Pflanze stets mit Wasser durchtränkt gefunden wird, weil auch das Protoplasma in der lebenstätigen Zelle nur in wasserdurchtränktem Zustand vorkommt, endlich, weil die Vakuole, die nicht selten den größten Raum in der Zelle einnimmt, ihrer Hauptmasse nach aus Wasser besteht. Dementsprechend weist ja auch, wie schon hervorgehoben, die chemische Analyse einen ganz beträchtlichen Wassergehalt selbst noch in solchen Pflanzenteilen nach, die man als wasserarme bezeichnen muß (S. 6). Ginge nun die Pflanze mit dem einmal aufgenommenen Wasser in ähnlicher Weise sparsam um, wie etwa mit Stickstoffverbindungen, so würde eine Neuaufnahme nur in dem Maße notwendig werden, als neue Glieder an dem Körper der Pflanze sich bilden. Von einer solchen Sparsamkeit kann aber nicht die Rede sein; — die Pflanze geht, unter Umständen, mit dem Wasser höcht verschwenderisch um, sie sendet ungeheure Mengen dieses Stoffes, den sie mit der Wurzel der Erde entrissen hat, aus ihren Blättern in Dampfform wieder in die Atmosphäre. So gibt nach Haberlandt[2]) im Laufe eines Sommers eine Maispflanze 14 kg, eine Hanfpflanze 27 kg, eine Sonnenblume 66 kg Wasser, also das Mehrfache ihres Körpergewichts, an die Luft ab. Das sind kleine Pflanzen; wie groß muß also die Menge des von einem Baum abgegebenen Wassers sein! Wir verdanken v. Höhnel[3]) über diese Frage sehr sorgfältige Berechnungen. Eine große Birke mit 200000 Blättern gibt im Laufe des Sommers 7000 kg, am einzelnen Tage 38 kg Wasser ab. Eine 100-jährige Buche verdunstet rund 9000 kg im Sommer, und wenn 400 solche Bäume auf einem Hektar stehen, so würde ein Wald von dieser Größe 3600000 kg Wasserdampf abgeben. Können auch diese Zahlen keinen Anspruch auf Genauigkeit erheben, so lehren sie uns doch wenigstens die Größenordnungen kennen, um die es sich da handelt. Schröder[4]) berechnet, daß wohl $^1/_{20}$—$^1/_{40}$ der gesamten zur Wasserverdunstung auf Erden verwendeten solaren Energie bei der Verdampfung von Wasser aus den Pflanzen verbraucht wird.

Wir haben also zunächst zu untersuchen, wie es der Pflanze möglich wird, so gewaltige Wassermengen dem Boden zu entnehmen.

Boden. Der Boden, aus dem die normale Landpflanze ihren Wasserbedarf deckt, besteht aus einem Gemisch von Gesteinstrümmern und Resten von Organismen (Humus).

Sehen wir von chemischer Zusammensetzung und Humusgehalt (s. später) zuerst ab, so können wir vom Standpunkte der Kolloidchemie die Böden je nach der Größe der Einzelteilchen bezeichnen als grobdisperse oder kolloiddisperse Systeme. Ueberwiegen gröbere Bestandteile, so haben wir Sandboden, überwiegen die feineren, so haben wir Tonboden. Mischungen beider werden als Lehm bezeichnet[5]).

Genauer wird ein Boden als „Grobsand“ bezeichnet, wenn die Teilchendurchmesser 0,2—0,02 cm betragen; als Feinsand, wenn sie 0,02—0,002 cm be-

2) F. Haberlandt 1877 Wissensch.-prakt. Unters. auf d. Gebiet des Pflanzenbaus **2** 158.

3) v. Höhnel 1879 Wollnys Forschungen auf dem Gebiet der Agrikulturphysik **2** 398.

4) 1919 Naturwissenschaften Heft 51 976.

5) Ueber Unterschiede dieser drei Böden in physikalischer Hinsicht: Atterberg 1911 Int. Mitt. Bodenkunde **1** 7 u. 10.

tragen. Falls er nur 0,002—0,0002 cm beträgt, so redet der Bodenkundler wohl von „Schluff", während dann, wenn die Teilchen einen kleineren Durchmesser als 0,0002 cm haben, Ton (Kolloidton) vorliegt. Will man die Analogie mit den Kolloiden des Chemikers noch weiter treiben, was naturgemäß eigentlich nur dann Sinn hat, wenn die Teilchen von hinreichend kleiner Größenordnung sind, so wird man den Kulturboden im natürlichen Zustand mit mittlerem Wassergehalt vergleichen können mit einem Gel, bzw. Mischung von Gel und Hydrosol; die festen Teilchen sind nämlich Dispersionsmittel, das Wasser ist seinerseits dispers, was für ein Gel charakteristisch ist, wobei unter „Wasser" in Wirklichkeit ein Hydrosol, in dem auch Kristalloide gelöst sind, zu verstehen ist. Besonders wichtig, mindestens für Kulturböden ist, daß außer den genannten Phasen noch eine gasförmige, die den Luftgehalt des Bodens bedingt, vorhanden ist[6]).

Fällt nun auf einen solchen Boden Regen oder kommt aus anderen Gründen Wasser auf ihn, so kann dieses die Luft vollständig verdrängen und alle Räume zwischen den festen Partikeln vollkommen erfüllen. Ist der Untergrund für Wasser nicht durchlässig, so bleibt dieser Zustand erhalten und es entsteht ein Sumpfboden, der ebenso sehr durch seinen Wasserreichtum wie durch den Luftmangel charakterisiert wird. Der Wasserreichtum muß die Pflanze in den Stand setzen, ihren Wasserbedarf mit Leichtigkeit zu decken, und man sollte deshalb glauben, ein derartiger Boden biete den Pflanzen eine ausgezeichnete Wohnstätte. Die Erfahrung lehrt aber das Gegenteil[7]). Nur gewisse Pflanzen, von den Kulturpflanzen nur wenige (z. B. der Reis) vermögen im Sumpfboden zu gedeihen oder verlangen ihn, während die Mehrzahl unserer Nutzpflanzen bei diesem Wasserüberfluß leidet, und nur bei mittlerem Wassergehalt des Bodens gut gedeiht[8]). Die Ursache liegt nicht in dem Zuviel an Wasser, sondern in Nebenumständen. Man hat vielfach an eine Giftwirkung der im Sumpfboden faulenden kolloidalen Stoffe gedacht.

Aus solchem Boden konnten amerikanische Forscher[9]) ein Pflanzengift, Dihydrooxysterinsäure, isolieren; da diese aber durch Oxydation schnell verschwindet, kann wohl allgemein Sauerstoffmangel als der Faktor bezeichnet werden, der zu stark gewässerten Boden unfruchtbar macht. Daß nicht nur im typischen Sumpfboden, sondern auch in Kulturböden der Mangel an Durchlüftung — Sauerstoffarmut und Kohlensäureüberschuß — zu einem „kritischen Faktor" für das Pflanzenwachstum werden kann, wurde neuerdings auch durch Romell bewiesen. Ausgeglichen wird dieser Mangel hauptsächlich durch genügende Diffusion, während Temperaturschwankungen und Wind hierbei meist nur eine unbedeutende, letzterer im Wald sogar keine Rolle spielen. Die Diffusion ist naturgemäß in erster Linie abhängig vom Porenvolum des Bodens, und die Zusammensetzung der Luft des Bodens ist ganz wesentlich abhängig von dessen „Aktivität", d. h. von der Tätigkeit von Bodenmikroben in ihm[10]).

Zwar kann man auf die Erfolge der Wasserkultur (Kap. 7) hinweisen und sagen, daß viele Landpflanzen ihr Wurzelsystem in wässeriger Salzlösung normal zur Entwicklung zu bringen vermögen, und

---

6) Wiegner 1921 Boden und Bodenbildung. Dresden u. Leipzig.

7) Bergman 1920 Ann. of Bot. **34** 13. Seelhorst 1902 Journ. f. Landwirtsch. **91**. (In gut gelüftetem Boden vermögen Wurzeln von Kulturpflanzen tiefer zu dringen als in schlecht durchlüftetem, was für Zeiten der Trockenheit von Bedeutung ist.)

8) Wollny 1897 Forschungen a. d. Geb. d. Agrikulturphysik **20** 52.

9) Schreiner und Reed 1907 U. S. Dep. Agr., Bureau of soils No. 40.

10) Romell 1922 Medd. fr. stat. skogsförsöksanst. **19** 125. Hier auch beachtenswerte Ausführungen über die Existenzbedingungen von Anaërobiern (Kap. 16) in gut durchlüfteten Böden. Ueber den Einfluß von Regenwürmern handeln Ramann 1911 Int. Mitt. Bodenkunde **1** 138. Heymons 1923 Zeitschr. f. Pflanzenernährung **2** 97. Kahsnitz 1922 Bot. Arch. **1** 315. Bassalik 1913 Zeitschr. f. Gärungsphys. **39** 154.

unter diesen Umständen steht demselben ja nur der in Wasser gelöste Sauerstoff zur Verfügung. Immerhin findet aber die Wurzel in der Wasserkultur noch freien Sauerstoff, während im Sumpfboden oft auch die kleinsten Spuren dieses Stoffes aufgezehrt sind. Diesen Nachteil ihres Substrates überwinden aber die Sumpfpflanzen durch Ausbildung reicher Intercellularen, die eine Luftzuleitung von oben ermöglichen, manchmal auch durch Ausbildung besonderer Atemwurzeln, die aus dem Substrat hervorragen [11]).

Fassen wir nun den anderen Fall ins Auge: der Untergrund des Bodens sei für Wasser durchlässig. Dann wird das in die oberen Bodenschichten eingedrungene Wasser zum Teil rasch nach unten ablaufen und in die größeren Lücken des Bodens wird wieder Luft treten. Es fließt aber niemals alles Wasser auf diese Art ab, ein Teil bleibt in dünner Schicht den Bodenpartikelchen adhärierend oder in ihnen festgehalten zurück, ein anderer sammelt sich in den kleineren Spalten und Lücken und wird da kapillar festgehalten [12]). Die Menge des so im Boden verbleibenden Wassers, bezogen auf die Volumeinheit des Bodens, nennt man dessen Wasserkapazität [13]), sie schwankt nach der Bodenbeschaffenheit, vor allem nach der Zahl und Größe der zwischen den Bodenteilchen übrig bleibenden Räume innerhalb weiter Grenzen, ist aber doch immer recht ansehnlich. Einige Zahlen mögen das illustrieren:

Wasserkapazität verschiedener Böden [14])	Vol.-Proz.	Wasserkapazität von Quarzböden [14]) Korngröße	Vol.-Proz.
Humusboden	55	1—2 mm	3,66
Tonboden	53	0,25—0,50 „	4,38
feiner Sandboden	30	0,11—0,17 „	6,03
grober „	10	0,01—0,07 „	35,50

Caeteris paribus hält aber ein Boden um so mehr Wasser, je feinkörniger er ist. Umgekehrt proportional der Kapazität ist die „Wasserführung“ [15]), die kapillare Beweglichkeit des Wassers. In der Natur und Kultur ist die Körnergröße eines bestimmten Bodens sehr verschieden. Es hat sich aber gezeigt, daß man durch Gruppierung der Bodenteilchen in zwei Klassen gute Anhaltspunkte für die wasserhaltende Kraft gewinnt. So hat z. B. Gregor Kraus [16]) mit einem $^1/_2$ mm-Sieb „Skelett“ von „Feinerde“ geschieden und fand dann den Wassergehalt der Feinerde proportional. Andere Forscher haben weitere Siebe verwendet. — Begreiflich ist es, daß dann, wenn

11) Goebel 1886 Ber. Bot. Ges. **4** 249. 1887 Bot. Ztg. **45** 717. Jost 1887 Bot. Ztg. **45** 601. Karsten 1892 Bibliotheca botanica. Heft 22.

12) F. Bachmann 1922 Jahrb. wiss. Bot. **63** 372; s. Anm. 38.

13) Briggs u. Shantz (1912 Flora **105** 235) definieren die „Wasserkapazität“ als die maximale Wassermenge, welche von einer 1 cm hohen Bodensäule gegen die Schwerkraft festgehalten wird. Das „Feuchtigkeitsäquivalent“ ist das Wasser in Prozenten, das eine 1 cm dicke Bodenschicht noch hält, wenn sie einer 1000mal stärkeren Zentrifugalkraft als die Schwerkraft ausgesetzt wird.

14) Nach Ad. Mayer, Agrik.-Chemie II, 1, 154, und Wollny in Ramann Bodenkunde. 1. Aufl. S. 67.

15) Diese Wasserführung ist für das Pflanzenleben von der größten Bedeutung, da in einem Boden, der reichlich Wasser zu enthalten scheint, doch eine Pflanze Wassermangel haben kann, indem die ihrer Wurzel benachbarten Bodenmassen entwässert sein können, ohne daß hinreichend schnell für Wassernachschub gesorgt werden könnte; z. B. Montfort 1921 Jahrb. wiss. Bot. **60** 184; Atterberg l. c. Ueber Grundwasserbewegung vgl. Krüger 1918 Int. Mitt. Bodenkunde **8** 105.

16) Gr. Kraus 1911 Boden und Klima auf kleinstem Raum. Jena.

der Boden ziemlich viel Humus und außerdem von Mineralbestandteilen nicht viel stark dispersen Ton, sondern hauptsächlich Sand enthält, der Humus wegen der gequollenen Einzelteilchen, die ihn zusammensetzen, in erster Linie für den Wassergehalt maßgeblich ist. So erklärt es sich auch, daß bei gleichem absolutem Wassergehalt des Substrates eine Pflanze im Humus welken, im Sand frisch bleiben kann. (Vgl. auch die Zahlen auf S. 56.) Das Verhältnis Wasser : Humus, der sog. „Feuchtigkeitskoeffizient“ [17]) wird so zum Maß der relativen Feuchtigkeit (des Verhältnisses zwischen Kapazität und jeweiligem Wassergehalt). Für den Pflanzengeographen ist es interessant, daß dieser Feuchtigkeitskoeffizient für bestimmte Pflanzenvergesellschaftungen, etwa die Heide, obwohl natürlich je nach Witterung und Feuchtigkeit wechselnd, im Durchschnitt recht konstant ist.

Briggs und Shantz (l. c.) nennen „hygroskopischen Koeffizienten“ die Feuchtigkeit (in Proz.), die ein Boden im Gleichgewicht mit Wasserdampf gesättigter Luft bei 20° enthält. Durch Verdunstung verliert er von diesem Wasser.

Die Pflanzen sind häufig gerade in der Vegetationszeit, wo sie am meisten Wasser bedürfen, genötigt, dies aus einem ziemlich trockenen Boden zu entnehmen, und dazu bedürfen sie eines weitverzweigten Wurzelsystems mit möglichst großer wasserabsorbierender Oberfläche.

Wurzelsystem. Die Wichtigkeit der Wurzel für die Gewinnung des Wassers wird schon durch das Verhalten der Keimpflanze demonstriert, die meist vor Entfaltung von Blättern die Hauptwurzel in den Boden treibt; Wasser ist ja der Stoff, den der Keimling in erster Linie nötig hat, da alle anderen Nährstoffe in den Kotyledonen oder dem Endosperm enthalten sind. In vielen Fällen bleibt die vom Keimling entwickelte Hauptwurzel viele Jahre lang, oder solange die Pflanze überhaupt existiert, am Leben, wächst dabei in die Länge und erreicht, wenn die Beschaffenheit des Bodens es gestattet, große Tiefen. Meist bleibt die Hauptwurzel nicht allein tätig, sondern es entspringen an ihr Seitenwurzeln. In anderen Fällen fehlt aber die Hauptwurzel und wird ersetzt durch ein Büschel von untereinander gleichwertigen Seitenwurzeln, die aus Stammorganen hervorbrechen; als Beispiel mögen Gräser [18]) und Zwiebelpflanzen genannt sein.

Um eine Vorstellung vom Wachstum der Wurzeln zu geben, betrachten wir einige Beispiele von krautigen Pflanzen, Bäumen und Wüstenpflanzen. Bei einer Reihe von Kräutern, z. B. bei Vicia Faba [19]), wächst auch nach dem Erscheinen der Seitenwurzeln die Hauptwurzel mit ungeschwächter Kraft, und die Größenverhältnisse der Seitenwurzeln entsprechen annähernd ihrem Alter; die der Wurzelspitze benachbarten sind am kürzesten, die von ihr entferntesten am längsten, und die Enden aller liegen ungefähr in dem Mantel eines Kegels, dessen Spitze mit der Wurzelspitze zusammenfällt. Einen anderen Typus der Bewurzelung besitzt die gelbe Lupine: bei ihr sind die Seitenwurzeln viel spärlicher und unregelmäßiger, und sie treten erst in ziemlicher Tiefe unter der Bodenoberfläche auf; auch bleiben die älteren rasch im Wachstum zurück. Einen dritten Typus endlich erhalten wir, wenn bei gleichem Anfang wie bisher, später die Pfahlwurzel ihre dominierende Stellung aufgibt, dann wohl auch ganz aufhört zu wachsen und schließlich ab-

17) Crump zit. nach Renner 1914 Zeitschr. f. Bot. **6** 281.

18) Ueber spezifische Unterschiede zwischen Gerste, Weizen, Hafer s. Brenchley u. Jackson 1921 Ann. of Bot. **35** 533.

19) Nach Hellriegel 1883 Beitr. z. d. naturw. Grundl. d. Ackerbaues. Braunschweig.

stirbt. Eingehende Schilderungen des Wurzelsystems krautiger Pflanzen verdanken wir FREIDENFELT [20]).

Die Bewurzelung der Bäume bietet besonderes Interesse dar, weil der enorme Wasserverbrauch der Laubkrone besondere Ansprüche an die Leistungsfähigkeit der Wurzel stellt. Dank den mühevollen Untersuchungen NOBBES können wir uns über die Entstehung des Wurzelsystems der Fichte, Tanne und Kiefer ein ziemlich gutes Bild machen. NOBBE [21]) kultivierte Sämlinge dieser Pflanzen während eines Sommers in großen mit Sand gefüllten Glastöpfen und stellte im Herbst an den abgespülten Wurzelsystemen umfassende Zählungen und Messungen an.

Es ergab sich, daß die drei einjährigen, unter gleichen Bedingungen erwachsenen Pflänzchen sowohl bezüglich dez Zahl der Auszweigungen wie auch der Länge des Gesamtwurzelsystems auffallende Differenzen zeigten. Die Summe aller Wurzeln ist in runden Zahlen bei der Tanne 1, bei der Fichte 2, bei der Kiefer 12 m lang. Berechnet man die Wurzeloberfläche, so stellt diese ein Quadrat von

49,52	64,33	142,23 mm
(Tanne)	(Fichte)	(Kiefer)

Seitenlänge dar. Also auch in dieser Hinsicht steht die Kiefer der Tanne und Fichte voran. Die Bodenmasse, die bei ihr von Wurzeln durchsetzt wird, ist nach NOBBE ein Kegel von 80—90 cm Tiefe und eine Grundfläche von 2000 qcm. Teilt man diesen Raum in Abschnitte von je 10 cm Höhe, so finden sich im obersten 1548, in den folgenden 217, 446, 366, 121 und 38 Seitenwurzeln. Die Kiefer durchzieht also eine sehr große Bodenmasse sehr reichlich mit Wurzelwerk; da sie auf diese Weise den Boden gut auszunutzen vermag, gedeiht sie auch noch auf ungünstigem Boden; ihre angebliche Anspruchslosigkeit stellt sich als eine große Ausnutzungsfähigkeit heraus. — Das Verhalten in späteren Jahren weicht nun vom Keimlingsstadium sehr beträchtlich ab. Die starke Häufung der Seitenwurzeln in der Nähe des Bodens beim Kiefernkeimling deutet schon an, daß später die Hauptwurzel im Wachstum zurückbleibt und ein weithin, fast horizontal sich ausbreitendes Wurzelsystem entsteht; doch bleibt die Pfahlwurzel erhalten. — Die Fichte geht zwar anfangs tief in den Boden, aber ihre Pfahlwurzel bleibt vom 5. Jahre an stark zurück, so daß der Baum später ganz flachwurzelig wird. Nur die Tanne bleibt ein tiefwurzelnder Baum mit dominierender Hauptwurzel. — Die Rotbuche treibt nach HARTIG [22]) in den ersten Jahren eine einfache Pfahlwurzel mit wenig Seitenwurzeln. Schon vom 3. Jahre an bilden die höchststehenden unter diesen in der Nähe der Oberfläche des Bodens ein reich verzweigtes Wurzelsystem. Im 5. bis 6. Jahre hört das Längenwachstum der zu höchstens $^1/_2$ m Länge herangewachsenen Pfahlwurzel von selbst für immer auf, nur die Seitenwurzeln wachsen fort. Bis zum 30. Jahre sind es 2, seltener 3 der tieferen Seitenwurzeln, welche sich vorzugsweise entwickeln, schräg in die Bodentiefe eindringend. Vom 30. Jahre an bleiben auch diese Wurzeln gegen die höherstehenden, flach unter der Erdoberfläche verlaufenden zurück, und diese bilden dann den Hauptbestandteil des Wurzelsystems. Im Haubarkeitsalter ist daher die Wurzelmasse im Verhältnis zu ihrer horizontalen Ausdehnung ungewöhnlich flach, höchstens etwa 60 cm tief.

Auch dem Wurzelsystem der Wüstenpflanzen hat man eingehende Studien gewidmet. Dieses beansprucht aber ein ganz besonderes Interesse, weil durch Trockenheit des Bodens die Wasseraufnahme sehr erschwert werden muß. Nach CANNON [23]) kann man drei verschiedene Typen unterscheiden: 1) Bei gewissen fleischigen Pflanzen, vor allem Kakteen, verbreitet sich das Wurzelwerk ziemlich nahe der Oberfläche auf weite Entfernungen [24]). Diese Pflanzen nehmen offenbar in Regenzeiten reichlich Wasser auf und speichern es in ihren „Wasserspeichern". In extremen Wüsten fehlen sie aber. 2) Es tritt eine wenig verzweigte, aber tiefgehende Pfahlwurzel auf. VOLKENS [25]) hielt diese Bewurzelung

20) FREIDENFELT 1902 Flora **91** 115.

21) NOBBE 1875 Tharandter forstl. Jahrb. S. 201. Ueber Abhängigkeit des Wachstums der Baumwurzeln von der Temperatur: MAC DOUGAL 1916 Amer. Journ. of Bot. **3** 384.

22) Zit. nach KRAUS 1892 WOLLNYS Forsch. a. d. Geb. d. Agrikulturphysik 15.

23) CANNON Pop. science monthly. Juli 1912, 90. Auch 1918 Am. Journ. Bot. **2** 211 (Einfluß der Bodentemperatur u. a.).

24) Bei bestimmten Kakteen kommen außer solchen oberflächlichen auch tiefgehende „Ankerwurzeln" vor (MARKLE 1907 Bot. Gaz. **69** 177). Ueber Wurzeln von Dünenpflanzen vgl. WATERMAN 1919 Bot. Gaz. **68** 22.

25) VOLKENS 1887 Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. Berlin.

für die typische bei Wüstenpflanzen. Das ist sie aber nach späteren Erfahrungen[26]) nicht. Sie findet sich nur dann, wenn die Pflanzen in größerer Tiefe reichliche Wasseradern antreffen, und solche fehlen in der echten Wüste. Auch Pflanzen, die bei uns nur auf dürren, kiesigen Stellen gedeihen, wie Convolvulus arvensis, besitzen solche Wurzeln[27]). 3) Die Mehrzahl der echten Wüstenpflanzen aber hat Wurzeln, die sich in horizontaler und vertikaler Richtung weit verzweigen. Bei Larrea tridentata, dem „creosote bush" der Arizonawüste, dehnen sich die Wurzeln horizontal bis zu 3 m Radius vom Stamm aus und gehen je nach Beschaffenheit des Bodens $^1/_2$ bis 2 m in die Tiefe.

Seit Hales[28]) hat man vielfach Bestimmungen über die Größe des Wurzelsystems verschiedener Pflanzen, sowie über die von ihm beherrschte Bodenmasse vorgenommen. So wird die Gesamtlänge aller Wurzeln 1-jähriger Getreidepflanzen auf 500—600 m angegeben[29]), die eines großen Kürbisses auf 25 Kilometer[30]). Schuhmacher[31]) hat das Gewicht des gesamten Wurzelsystems bei einigen Kulturpflanzen ermittelt. Sachs[30]) hat den Raum, der von den Wurzeln einer Sonnenblume eingenommen wird, auf 1 cbm geschätzt, und daraus wird man schließen dürfen, daß große Bäume Hunderte von Kubikmetern mit ihrem Wurzelwerk durchziehen. Aber alle diese Angaben sind physiologisch nicht recht brauchbar, denn es ist bekannt, daß nicht alle Wurzeln die gleiche Funktion haben. Bei perennierenden Wurzelsystemen unterscheidet man zwischen Trieb- und Saugwurzeln. Die ersteren sind die bleibenden Teile des Wurzelsystems, sie sind bald auf ihrer Oberfläche mit Kork bedeckt und kommen dann für die Wasseraufnahme gar nicht mehr in Betracht; sie dienen aber zur Befestigung der Pflanze im Boden und als Träger der Saugwurzeln. Die letzteren sind und bleiben dünn und gehen nach einiger Zeit wieder zugrunde. Sie sind es, welche die Wasseraufnahme der Pflanze vermitteln, aber auch bei ihnen dient nicht die ganze Oberfläche diesem Zweck, sondern nur die äußerste Spitze, soweit sie mit Wurzelhaaren besetzt ist oder solche noch nicht trägt[32]). Es gibt bei den Bäumen sowohl unserer Heimat wie der Tropen verschiedene Typen der Saugwurzelbildung[33]). Der eine (z. B. Esche) hat lange, aber spärlich verzweigte Saugwurzeln, die keinen Unterschied in der Dicke aufweisen, einerlei ob sie Mutter- oder Tochterwurzeln sind; sie durchwuchern große Bodenmassen, nutzen diese aber unvollkommen aus, weil die aufnehmenden Spitzen relativ spärlich sind. Beim anderen Typus (z. B. Buche) sind viel reichere Auszweigungen und demnach im gleichen Raum viel mehr aufnehmende Enden vorhanden. Außerdem sind die Seitenwurzeln hier immer dünner als die Mutter-

26) Fitting 1911 Zeitschr. f. Bot. **3** 209.

27) Hannig 1912 Ber. Bot. Ges. **30** 194. Hier auch eine Angabe von Cannon, daß die Wurzeln eines Baumes (Prosopis) bis zu dem in 8 m Tiefe beginnenden Grundwasser hinabsteigen können, die Wurzeln anderer Bäume sogar bis 30 m Tiefe.

28) Hales 1748 Statick der Gewächse. Halle.

29) Nobbe 1872 Versuchsstat. **15** 391.

30) Sachs 1887 Vorl. über Pflanzenphysiologie S. 19. Die Richtigkeit dieser Angabe ist schwer zu kontrollieren. Daß aber jedenfalls sehr lange Wurzelsysteme vorkommen, hat Stone 1911 (Torreya **11** 51) gezeigt, der in einer Drainageröhre eine Wurzel von Pirus fand, die mit allen Seitenwurzeln eine Gesamtlänge von etwa 3 km aufwies. Vgl. auch Gibson 1912 Ann. of Bot. **26** 551.

31) Schuhmacher 1867 Jahresb. f. Agrik.-Chemie 83.

32) Kny 1898 Ber. Bot. Ges. **16** 216.

33) Büsgen 1905 Flora **95** 58; ders. 1917 Bau und Leben unserer Waldbäume. 2. Aufl. Jena.

wurzeln; sie durchsetzen kleinere Bodenmassen, doch dürften sie diese intensiver ausbeuten.

Wurzelhaare. In der Mehrzahl der Fälle erhalten die aufnehmenden Epidermiszellen schlauchförmige Ausstülpungen der Außenwand, die Wurzelhaare (Fig. 6). Diese erreichen oft eine ziemliche Länge und vergrößern so die aufnehmende Oberfläche ganz beträchtlich. Schwarz [34]) hat berechnet, daß die Wurzeloberfläche durch die Ausbildung von Haaren beim Mais $5^1/_2$-fach, bei der Gerste 12-fach vergrößert wird. An der sich verlängernden Wurzel entstehen Tag für Tag neue Wurzelhaare an der Spitze, basalwärts aber sterben alte ab; die Wurzelhaare haben, wie die Wurzelepidermis überhaupt, nur eine geringe Lebensdauer. Die Stellen nun, die mit abgestorbener Epidermis besetzt sind, dürften schwerlich noch wesentliche Dienste für die Wasseraufnahme leisten, zumal da die angrenzenden Hypodermiszellen früher oder später verkorken [35]); somit müßte man die

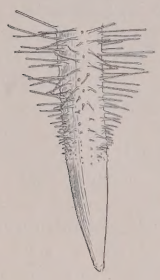


Fig. 6. Wurzelspitze der Kresse, im feuchten Raum erwachsen; mit Wurzelhaaren. Schwach vergrößert.

Fig. 7. Wurzelhaar (*h h*) im Boden. Schematisch. Erklärung der Zeichen im Text. (Nach Sachs, Handbuch, vereinfacht.)

Oberfläche der Spitzenregion nebst der Vergrößerung, die sie durch die Haare erfährt, in Rechnung ziehen, wenn man einen Maßstab für die Leistungsfähigkeit der Wurzel bekommen wollte. Derartige Schätzungen liegen bisher nicht vor.

Eine reiche Literatur aber handelt von dem Einfluß der Außenfaktoren sowie der spezifischen Befähigungen auf die Wurzelhaarbildung [36]). Nach Hesse wechselt ihre Ausbildung und ihre Menge mit dem Wassergehalt des Bodens, und zwar sinkt sie mit steigendem Gehalt. Er faßt die Stärke der Wurzelhaarbildung auf als Maß für die Güte der Wasserversorgung. In bestimmten Fällen, so bei Halophyten (vgl. Kap. 4) soll mit dem osmotischen Wert des Außenmediums auch die Wurzelhaarbildung innerhalb gewisser Grenzen zunehmen. — Wie bei Montfort nachzulesen, fehlen den Wurzeln der meisten Hochmoorpflanzen die Wurzelhaare, — wohl ein Zeichen guter Wasserversorgung. — Durch Gifte, z. B. dadurch, daß man

34) F. Schwarz 1883 Unters. Tübingen **1** 135.

35) Krömer 1903 Bibliotheca botanica. Heft 59. Mager 1914 Flora **6** 42. Plaut 1918 Festschr. Hohenheim S. 129.

36) Hesse 1904 Diss. Jena. Montfort 1921 Jahrb. wiss. Bot. **60** 184; da auch viele weitere Literatur. Hansteen 1910 Jahrb. wiss. Bot. **47**. Wiechmann 1920 Pflügers Arch. **182** 74.

in das Wasser, in dem eine Pflanze wurzelt, eine Kupfermünze hineinwirft, kann die Wurzelhaarbildung unterdrückt werden. — Kalksalze befördern ihre Bildung.

Zur Erläuterung der Wasseraufnahme durch ein Wurzelhaar dient Fig. 7. Sie stellt Oberflächenzellen (*e e*) einer Wurzel vor, von denen eine zu einem Wurzelhaar (*h h*) ausgewachsen ist. Sachs[37]) schildert die Wasseraufnahme in folgender Weise:

„Die dunkelschraffierten Körper sind mikroskopisch kleine Bodenteilchen, zwischen denen sich die weißen Luftlücken befinden. Jedes Bodenkörnchen ist mit einer Wasserschicht umhüllt[38]), die von seinen Flächenkräften festgehalten wird; wo die Anziehungen benachbarter Bodenteile zusammenwirken (an den einspringenden Winkeln), bilden diese sonst dünnen Wasserschichten dickere Ansammlungen. Auch die Oberfläche des Wurzelhaares ist z. B. bei α mit einer dünnen Wasserschicht bekleidet, seine quellungsfähige Wand von Flüssigkeit durchtränkt. Betrachten wir nun das Wurzelhaar für einen Augenblick als untätig, und im Boden soll überhaupt zunächst keine Störung stattfinden. Alsdann stehen sämtliche Wassersphären der Bodenteilchen untereinander in Berührung und im Gleichgewicht."

„Nehmen wir nun an, das Wurzelhaar *h h* sauge das Wasser bei α auf, so wird seine Oberfläche an dieser Stelle weniger Wasser haben, als ihrer Anziehungskraft entspricht; sie entzieht daher zunächst ihrer unmittelbaren Nachbarschaft Wasser; dadurch wird aber auch an diesen Stellen das Gleichgewicht gestört. Es breitet sich also die Bewegung nach allen Seiten aus und kommt erst zum Stillstand, wenn das Gleichgewicht aller Wassersphären wiederhergestellt ist; dabei werden diese sämtlich dünner und der Boden als Ganzes trockener. Diese Austrocknung kann sich aber nicht bloß in der unmittelbaren Nähe des Wurzelhaares geltend machen, sie ergreift vielmehr gleichzeitig die entfernteren Teile. Jedes Wurzelhaar für sich wird so zum Zentrum einer allseitig gegen dasselbe gerichteten Strömung. Für die mit Tausenden von Wurzelhaaren bedeckte Oberfläche eines kleinen Wurzelstückchens resultiert daraus eine ähnliche Bewegung, welche die Wasserteilchen des Bodens vorzugsweise radial gegen die Achse der Wurzel von allen Seiten hinführt." Die Wurzel nützt also auch solche Bodenschichten aus, in die sie nicht eingedrungen ist. Begreiflicherweise werden die Wasserteilchen von den Bodenpartikeln um so fester gehalten, je näher sie an deren Oberfläche sich befinden[39]). „Bei Verschwinden des Wassers an der Stelle α wird also bei β, γ, δ etc. vorzugsweise die äußerste Schicht der Wassersphären in Bewegung geraten, weil sie die am wenigsten festgehaltene, also die am leichtesten zu bewegende ist. — Je mehr Wasser das Haar bereits aufgenommen hat, desto dünner sind die Wassersphären des ganzen Systems und desto größer ist die Kraft, womit die nun äußerste Elementarschicht festgehalten wird; desto größer müssen also auch die Kräfte sein, welche das Wasser in die Wand des Haares hineinsaugen, und desto schwieriger und langsamer wird sich eine Störung von α aus bis β, γ, δ fortpflanzen. Es kann endlich ein Zustand der Wasserhüllen eintreten, wobei deren sämtliche Elementarschichten von den Bodenteilchen so festgehalten werden, daß kein Wasser mehr in das Wurzelhaar eintreten kann"[40]).

---

37) Sachs 1865 Handbuch der Experimentalphysiologie. Leipzig. Eine moderne Ergänzung dieser klassischen Darstellung bei F. Bachmann 1922 Jahrb. wiss. Bot. **61** 372.

38) F. Bachmann unterscheidet zwischen einer äußerst dünnen, an den Bodenteilchen adsorbierten Wasserschicht, deren Durchmesser vielleicht auf 10^{-7} cm zu schätzen ist, und dem kapillaren Bodenwasser. Nur ein Teil des letzteren wird der Pflanze zugänglich sein, denn schon in einer Schichtdicke von 10^{-5} cm entwickelt dieses einen kapillaren Zug von 14—15 Atm.; lange, ehe es ganz verschwunden, wird sein Kapillarzug so groß, daß die Pflanzen nichts mehr davon aufnehmen können.

39) Nach Berechnungen Bachmanns ist der Widerstand, den ein austrocknender Boden dem Entzug derselben Wassermenge entgegenstellt, umgekehrt proportional der 3. Potenz der Dicke der Wasserhüllen. Jedenfalls ist der Exponent größer als 1.

40) Ueber die Frage, ob, ehe dieser Zustand erreicht ist, die Wasserhüllen der Bodenteilchen unter Tropfenbildung zerrissen werden, oder kohärent bleiben,

Je schwieriger die Wasseraufnahme, um so deutlicher welkt der Sproß der Pflanze; Welken trat in den Versuchen von Sachs an Tabakpflanzen, deren Blätter im feuchten Raum im Dunkeln sich befanden, in verschiedenen Bodenarten bei verschiedenem Wassergehalt ein.

Es waren in einer Mischung von Sand und Humus 12,3, in Lehm 8 und in grobem Quarzsand 1,5 g Wasser in 100 g Boden verblieben, die für die Pflanze nicht zugänglich waren. Ebensoviel Wasser verbleibt ungefähr dem Boden, wenn er an der Luft austrocknet. — Aehnliche Werte erhielt man für Weizen[41]).

Saugkraft der Wurzel. Welches ist nun die Kraft, durch welche das Wurzelhaar die Adhäsion des Wassers an den Bodenpartikelchen zu überwinden vermag? Nach den Kenntnissen, die wir über die osmotischen Eigenschaften der Einzelzelle gewonnen haben, werden wir keinen Augenblick daran zweifeln, daß diese Saugkraft Folge einer osmotischen Leistung ist. Wir wissen ja schon, daß eine nicht voll wassergesättigte Zelle osmotisch Wasser aufnehmen kann.

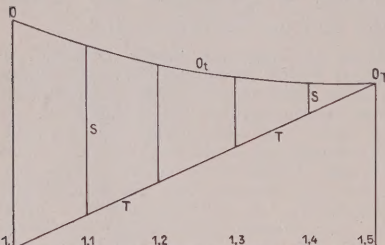


Fig. 8. Schema der „osmotischen Zustandsgrößen" nach Höfler.

Die Abszissen sind die Grade der Turgordehnung der Wand. Die Ordinaten sind die zugehörigen osmotischen Werte.

G Grad der Turgordehnung. G_1 im eben entspannten Zustand. G_T im wassergesättigten Zustand. G_t dazwischen liegende Zustände.

O Osmotischer Wert bei Grenzplasmolyse (osmotischer Grundwert). O_t osmotischer Wert der mehr oder minder wassergesättigten Zelle; er sinkt umgekehrt proportional der Turgordehnung. O_T osmotischer Wert der gesättigten Zelle.

T Turgordruck = Wanddruck. Im Maximum = O_T bei Wassersättigung. Im Minimum = Null, bei Entspannung. Von G_1 nach O_T steigt *T* annähernd proportional der Turgordehnung.

S Saugkraft. Im Maximum = *O*, falls die Zelle entspannt ist. Im Minimum = Null, falls die Zelle gesättigt. $S = O_t - T$.

Das Volumen der Zelle im wassergesättigten Zustand verhält sich in diesem Schema zum Volumen im entspannten Zustand wie 1,5 : 1.

Offenbar muß bei einem gegebenen Zellsaft die Saugkraft um so größer sein, je weiter die Zelle sich von der vollen Turgeszenz entfernt. Sie ist also maximal, wenn die Zellhaut ganz entspannt und das Sättigungsdefizit[42]) maximal ist. Falls dies gleich Null ist, so ist auch die Saugkraft gleich Null, gleichgültig, wie hoch der

vgl. Bachmann l. c. — Falls ein Wurzelhaar mit einem Teil seiner Oberfläche an Luft grenzt, kann es hier auch Wasserdampf aufnehmen. Solche Destillationsvorgänge dürften aber von geringer Bedeutung sein (Dixon).

41) Briggs u. Shantz 1911 Bot. Gaz. 51 210. Diese zwei Forscher nennen „Welkungskoeffizienten" den Wassergehalt des Bodens (in Proz. des Trockengewichts) zur Zeit des Welkens. Er kann z. B. 1 Proz. in Sand, 17 Proz. in Ton sein. Natürlich muß er auch abhängen von den Faktoren, die die Wasserdampfabgabe der oberirdischen Teile beeinflussen (Livingstone u. Shreve 1914 Plant World 17 81).

42) Das „Sättigungsdefizit" Renners (1915 Jahrb. wiss. Bot.) ist die Differenz, in Proz., zwischen dem bei voller Turgeszenz möglichen und dem jeweiligen Wassergehalt der Zelle. — Höflers Turgeszenzgrad berücksichtigt das Zellvolumen und besagt, wie stark bei einer bestimmten Turgeszenz die Volumvergrößerung der Zelle im Vergleich zum entspannten Zustand ist, wenn die der vollen Sättigung entsprechende Volumvergrößerung gleich 1 gesetzt wird.

osmotische Wert des Zellinhaltes ist. Wir können auch so formulieren: Die Saugkraft der Zelle ist gleich der Saugkraft des Inhaltes, vermindert um den Zellwanddruck. Die Saugkraft des Inhalts aber ist gleich der Saugkraft einer mit dem Zellsaft isomotischen Rohrzuckerlösung. Wir kommen so mit HÖFLER[43]) zu dem folgenden übersichtlichen Schema der „4 osmotischen Zustandsgrößen": 1) Osmotischer Wert, 2) Turgordehnung, 3) Turgordruck, 4) Saugkraft (s. Fig. 8).

Eine wassergesättigte Zelle, deren Saugkraft also gleich Null ist, kann offenbar ohne Aenderung der Außenbedingungen wieder saugkräftig werden dadurch, daß die Zellhaut auf irgendeine Weise dehnbarer wird, oder auch durch Anatonose (vgl. S. 32). Ob der erstere Fall vorkommt, weiß man nicht, der letztere kann durch viele Beispiele belegt werden.

Ebenso wie der vielbeliebte Ausdruck: Eine Zelle hat einen osmotischen Druck von soundsoviel Atmosphären mißverständlich ist, da solch ein Druck faktisch nur bei voller Wassersättigung auf der Zellwand lastet, könnte auch die Wendung: „eine Zelle hat eine Saugkraft von bestimmter Höhe" mißverständlich sein, da sich diese Saugkraft nur dann ganz manifestieren kann, wenn die Zelle in reines Wasser gebracht wird; muß sie Wasser aus einer verdünnten Lösung aufsaugen, so vermindert sich ihre Saugkraft um die der Außenlösung. HUBER[44]) empfiehlt daher zu unterscheiden zwischen absoluter und relativer Saugkraft. Letztere ist die Saugkraft, die „unter den im Organzusammenhang der unverletzten Pflanze vorliegenden Bedingungen" gegeben ist; sie kann Null sein, wenn die Messung der absoluten Saugkraft positive Werte gibt. Entsprechend unterscheidet HUBER zwischen absoluter und relativer Wassersättigung. (Eine in plasmolysierender Lösung liegende Zelle zeigt relative Wassersättigung, trotz großen absoluten Sättigungsdefizits.)

Um die Ermittelung der unter gegebenen Außenbedingungen in den Zellen bestimmter Gewebe jeweils vorhandenen Saugkraft hat sich URSPRUNG mit seinen Mitarbeitern in bedeutungsvollen und subtilen Untersuchungen große Verdienste erworben. Es kamen dabei zwei Methoden in Anwendung und wir wollen versuchen, zunächst die erste, kompliziertere Methode an der Hand eines URSPRUNGschen[45]) Zahlenbeispiels zu erläutern. Es handelte sich darum, die Saugkraft der Zellen verschiedener Gewebe des Efeublattes im normalen Zustand festzustellen.

Wurden in Paraffinöl liegende Schnitte mikroskopiert, d. h. im normalen Turgeszenzzustand, so betrug das Volum einer Zelle 31509 (in beliebigen Einheiten). Das Volum derselben Zelle im entspannten Zustand 21799 und im wassergesättigten Zustand: 34779.

Die Zunahme des Volums der Zelle vom plasmolysierten bis zum gesättigten Zustand betrug demnach 12980, die Zunahme des Zellvolums vom plasmolysierten zum natürlichen Zustand 9710.

Der osmotische Wert bei Grenzplasmolyse entsprach einer Rohrzuckerlösung von 0,78 g Mol.

Es berechnet sich (nach: $p \cdot v = k$; vgl. S. 27)
der osmotische Wert im natürlichen Zustand auf . . . . . 0,54 g-Mol Rohrz.
und der osmotische Wert im wassergesättigten Zustand auf . 0,49 „ „ „

Nun handelt es sich darum, den Wanddruck im natürlichen Zustand, x, zu finden:

$$\frac{\text{osmotischer Wert (= Wanddruck im wassergesättigten Zustand)}}{\text{Wanddruck im natürlichen Zustand}} = \frac{0{,}49}{x} = \frac{1298}{971}$$

x = Wanddruck im natürlichen Zustand = 0,37 (unter der Voraussetzung, daß Proportionalität zwischen Zunahme des Wanddruckes und Zellvolumens besteht; vgl. bei HÖFLER[45]).

Nun gilt, wie oben ausgeführt: Saugkraft = osmotischer Wert — Wanddruck
= 0,54 − 0,37 = 0,12 g-Mol Rohrzucker.

Diese Rohrzuckerlösung entwickelt einen Druck von 4,49 Atm.; so groß ist also im natürlichen Zustand die Saugkraft der betreffenden Zelle des Efeublattes.

43) 1920 Ber. Bot. Ges. **38** 288.
44) 1923 Biol. Cbl. **43** 30.
45) 1916 Ber. Bot. Ges. **34** 525.

Einfacher ist URSPRUNGS zweite Methode: Man stellt das Volum der Zelle im natürlichen Zustande, d. h. während sie in Paraffinöl liegt, unter dem Mikroskop fest und probiert dann aus, in einer wie starken Rohrzuckerlösung sich dies Volum nicht ändert. Die Zelle hat dann im natürlichen Zustand dieselbe absolute Saugkraft wie die betreffende Rohrzuckerlösung sie im Osmometer entwickeln würde.

Wir untersuchen nun, um die Brauchbarkeit dieser Methode nachzuweisen, wieder mit URSPRUNG[46]) den Widerstand, den in bestimmten Fällen der Boden der Wasserabsorption durch die Wurzel entgegensetzt und den die Pflanze mit ihren Wurzelhaaren überwinden muß, um in der Zeiteinheit die zu ihrem Gedeihen nötige Wassermenge, nicht weniger und nicht mehr aufzunehmen. Ein Maß für diesen Widerstand muß offenbar die Saugkraft der Wurzelzellen sein, denn wäre er größer, so müßte die Pflanze verwelken, und wäre er kleiner, so müßte die Pflanze offensichtlich die Saugkraft regulatorisch auf irgendeine Weise verkleinern, bis sie sich auf den betreffenden Wert eingestellt hat. Durch solche Untersuchungen soll also nicht nur ermittelt werden, ob die Wurzelzellen überhaupt, sondern auch, ob sie in der Zeiteinheit genügend Wasser saugen können; nicht allein die Statik, sondern auch die Dynamik des Prozesses steht zur Diskussion[47]).

Tatsächlich konnte sowohl Größe als auch Regulierbarkeit der Saugkraft festgestellt werden. Wurden die Pflanzen in feuchtem Sägemehl gezüchtet, so betrug die Saugkraft der Wurzelepidermiszellen in der Nähe der Wurzelhaare 1,1 Atm., um beim Uebertragen in Wasser auf Null zu sinken. In 0,02 g-Mol Rohrzucker übertragen, deren Saugkraft 0,5 Atm. beträgt, stellten die Wurzelepidermiszellen ihre Saugkraft auf diese Höhe ein, desgleichen auf 1,1 Atm. in 0,04, und auf 5,3 Atm. in 0,2 Mol Rohrzuckerlösung. Reduktion der saugenden Fläche durch Kappen der Hauptwurzel hatte Erhöhung der Saugkraft der anderen Wurzeln zur Folge, desgleichen Verstärkung der Wasserdampfabgabe seitens der oberirdischen Teile. Auch Senkung der Temperatur von 18 auf 2° war von einer Erhöhung der Saugkraft von 0,3 auf 1,9 Atm. gefolgt.

Da zu diesen Versuchen junge Pflanzen dienten, bei denen das Verhältnis der Anzahl von wasserresorbierenden Wurzelhaaren zur Gesamtmenge des aufgenommenen Wassers sehr groß war, ist es begreiflich, daß unter gewöhnlichen Lebensbedingungen die Saugkraft der Wurzelhaare fast gleich der des Substrates war, und ebenso ist leicht verständlich, daß bei Reduktion der resorbierenden Wurzeloberfläche oder bei gesteigerter Wasserdampfabgabe des Sprosses die Saugkraft größer wurde als der Widerstand des Substrates. Die Steigerung der Saugkraft mit sinkender Temperatur erklärt URSPRUNG damit, daß die Adsorption des Wassers an den Bodenteilchen mit fallender Temperatur steigt.

Die hiermit nachgewiesene Regulation der Saugkraft wird naturgemäß einmal bedingt durch Volumänderung (Aenderung des Wassergehaltes) der Zellen, sodann aber auch, wie plasmolytische Versuche zeigten, durch Erhöhung des osmotischen Wertes des Zellsaftes; dieser stieg mit steigender Saugkraft[48]). Ob etwa auch Elastizitätsveränderungen der Zellhaut erfolgten und die Saugkraft veränderten, war nicht zu sagen.

Die bisherigen Betrachtungen ergeben nun ohne weiteres, daß der osmotische Wert bei Grenzplasmolyse nichts über die aktuelle Saugkraft aussagt, da diese von der Wassersättigung abhängt; gleichwohl sind aber bei Saugkraftmessungen auch plasmolytische Untersuchungen von größter Bedeutung, da ja der osmotische Wert bei Grenzplasmolyse ein Maß ist für die von einer Zelle in maximo, d. h. bei vollkommener Entspannung entwickelbaren Saugkräfte.

Osmotische Werte von ungewöhnlicher Höhe sind denn auch z. B. bei Wüstenpflanzen nachgewiesen worden, deren Zellsäfte beispielsweise bei Grenzplasmolyse Zugkräfte von mehr als 100 Atm.

---

46) URSPRUNG u. BLUM 1921 Ber. Bot. Ges. **39** 139. Hier auch Zusammenstellung der Versuche amerikanischer Forscher, mittels Osmometern, die in den Boden versenkt werden, die Wurzeltätigkeit nachzuahmen.

47) Vgl. dazu MONTFORT 1922 Zeitschr. f. Bot. **14** 146 Anm.

48) Einige Beobachtungen deuten darauf hin, daß die Wurzelzellen Rohrzucker aufnehmen und zum Teil in Stärke umwandeln. An Material zur Regulierung des osmotischen Wertes fehlt es also jedenfalls den in Zuckerlösungen gezüchteten Zellen nicht.

entwickeln, so daß sie zweifellos noch aus staubtrockenem Boden Wasser in genügender Menge erwerben können[49]). So lebt die Charakterpflanze der Arizonawüste, die schon genannte Larrea, in einem Boden, der überhaupt nur eine wasserhaltende Kraft von 20 Proz. seines Trockengewichtes hat und nur während weniger Monate etwa die Hälfte dieses Wassergehaltes aufweist, der in anderen Monaten auf 3 Proz., d. h. 15 Proz. des Maximums, herabsinkt. Es wäre von Interesse, den osmotischen Wert dieser Pflanze, besonders ihrer Wurzeln, kennen zu lernen und das Verhalten anderer Pflanzen im gleichen Boden zu studieren.

Außer bei Wüstenpflanzen in sehr trockenem Boden finden wir hochkonzentrierte Zellsäfte auch noch bei Salzpflanzen[50]), wie sie uns z. B. am Strand des Meeres entgegentreten, und bei Schimmelpilzen[51]), die in konzentrierten Zuckerlösungen wachsen. In beiden Fällen ist der osmotische Wert regulationsfähig, so daß durch die Saugkraft der Außenlösung die Zellwand nie ganz entspannt wird, sondern stets ein beträchtlicher Turgordruck erhalten bleibt. Auch die Wüstenpflanzen regulieren ihren osmotischen Wert, haben also in feuchtem Boden viel weniger konzentrierte Zellsäfte.

Wenn nun ein Wurzelhaar das Wasser, das es aufgenommen hat, behält, muß die Wasserbewegung nach Herstellung des Gleichgewichts, zur Ruhe kommen. Durch die Transpiration der oberirdischen Teile, doch auch durch andere Vorgänge wird aber bei der Landpflanze der Wurzelepidermis fortgesetzt Wasser entzogen, und deshalb dauert der Wassereinstrom immer fort. Findet er in genügender Intensität statt, so daß er den Transpirationsverlust ersetzt, so bleibt der Wassergehalt der Pflanze unverändert; mit der Zunahme der Trockenheit im Boden wird aber, wie wir sahen, die Wasseraufnahme sehr erschwert, und dann kann Welken eintreten. Doch nicht nur der Wassergehalt des Bodens, auch andere äußere Faktoren beeinflussen die Wasseraufnahme der Wurzel; eine niedrige Temperatur von $+4^0$ bis 2^0 C bringt gewisse Pflanzen, wie z. B. Tabak und Kürbis, zum Welken und tötet sie bei längerer Einwirkung[52]); die niedrige Temperatur wirkt sehr häufig nicht direkt, sondern durch Hemmung in der Wasseraufnahme verderblich auf die Pflanze[53]). Streng genommen beweist aber das Welken nicht eine Verringerung in der Wasseraufnahme, es könnte auch irgendwo in der Leitung eine Störung eingetreten sein; jedenfalls wird man wünschen, die Beeinflussung der Wasseraufnahme durch die Temperatur direkt erwiesen zu sehen. Kosaroff[54]) bediente sich eines Apparates, der unter dem Namen Potetometer bekannt ist und der auch sonst gute Dienste getan hat[55]) (vgl. Fig. 9). Eine in Wasserkultur (vgl. Kap. 7) erwachsene Pflanze taucht mit den Wurzeln in Wasser, das einen Glaszylinder bis oben hin erfüllt. Dieser ist durch einen Kork verschlossen, durch den einerseits die Pflanze, andererseits eine Glas-

49) Fitting, unter 26.
50) Cavara zit. nach Bottazzi, Wintersteins Handb. vergl. Phys. 1 1. Fitting zit. in 26. Ruhland 1915 Jahrb. wiss. Bot. 55 409.
51) Eschenhagen 1889 Diss. Leipzig.
52) Sachs 1860 Bot. Ztg. 18 123.
53) Kihlmann 1890 Pflanzenbiol. Studien aus Russisch-Lappland.
54) Kosaroff 1897 Diss. Leipzig. Vgl. auch die oben zitierten Befunde Ursprungs über die Abhängigkeit der Saugkraft von der Temperatur.
55) Ueber Fehlerquellen vgl. u. a. Montfort 1922 Zeitschr. f. Bot. 14 102.

röhre luftdicht eingefügt ist. Die Glasröhre endet nach oben in einen Trichter und trägt seitlich eine Kapillare, von der in der Figur nur ein kleines Stück abgebildet ist. Durch den Trichter wird das ganze Gefäß und auch die Kapillare mit Wasser gefüllt; darauf wird durch einen Quetschhahn der Kautschukschlauch unterhalb des Trichters geschlossen. Wenn jetzt die Wurzeln der Pflanze Wasser aufnehmen, muß sich das an einem Zurückweichen der Wassersäule in der Kapillare bemerkbar machen. Dieses Zurückweichen kann an einer Skala, die hinter der Kapillare angebracht ist, abgelesen werden.

Befand sich nun das Wurzelsystem von Phaseolus multiflorus in diesem Apparat bei 20,8° C, so konnte Kosaroff jeweils in 20 Minuten den Meniskus in der Kapillare um 210 mm vorrücken sehen; bei 0° bewegte er sich nur um 140 mm. Die bei 0° aufgenommene Wassermenge beträgt nur $^3/_4$ oder $^2/_3$ von der bei ca. 20° C aufgenommenen.

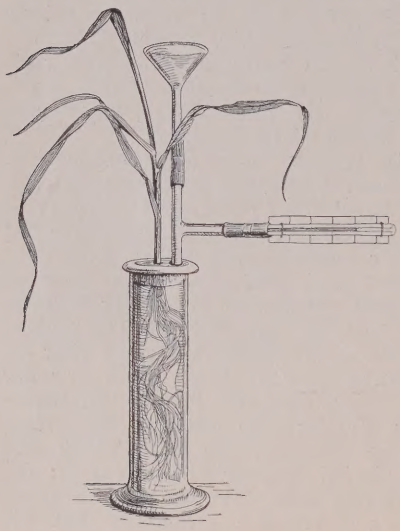


Fig. 9. Potetometer.

Wie ist das zu erklären? — Wenn wir uns die Transpiration einmal unterbrochen denken, dann wird es einer gewissen Zeit bedürfen, bis sich die Wurzelzelle im osmotischen Gleichgewicht befindet, bis sie so viel Wasser aufgenommen hat, als ihrer Saugkraft entspricht. Die Menge, die sie schließlich bei Herstellung des Gleichgewichts aufgenommen haben wird, ist, falls die Saugkraft nicht regulatorisch verändert wird, bei 0° und bei 20° praktisch dieselbe; aber die Zeit, die verläuft, bis dieser Zustand hergestellt ist, d. h. die Größe des Filtrationswiderstandes, hängt sehr wesentlich von der Temperatur ab. Ryssel-berghe [56]) hat durch Beobachtung der Plasmolyse und des Rückganges derselben die Zeit, welche die Wasserbewegung durch das Protoplasma in Anspruch nimmt, für verschiedene Objekte bestimmt und gefunden, daß bei 20° die Wasserbewegung 7mal so schnell war als bei 0° und sich jenseits 20 bis 30° kaum noch änderte. Er denkt dabei an rein physikalische Ursachen.

Aber Delf [57]) kam zu ganz anderen Ergebnissen. Sie untersuchte die Schnelligkeit der Schrumpfung und Wiederausdehnung von Zwiebelblättern und anderen Objekten, die aus Wasser in nicht plasmolysierende, die Zellwand nur teilweise entspannende Zuckerlösungen und vice versa von verschiedenen Temperaturen gebracht wurden und kam zu dem

56) Rysselberghe 1901 Bull. Acad. Belg. (Sciences) No. 3 (Recueil Inst. bot. d. Bruxelles 5 209).

57) 1916 Ann. of Bot. **30** 283.

Resultat, daß der Filtrationswiderstand bis 42° sinkt. Setzte sie die Permeabilität bei 25° = 1, so war sie bei 5° 0,36, bei 40° aber = 5. Oberhalb 35° einsetzende Exosmose aus den Zellen komplizierte die Ergebnisse, änderte aber an der Hauptsache nichts. Der Temperaturkoeffizient Q_{10}, der besagt, um vieviel die Permeabilität steigt bei Erhöhung der Temperatur um 10°, steigt dauernd mit der Temperatur. Bei 5 bis 15° ist er 1,4, bei 30 bis 40° aber 3.

Auch Stiles und Jorgensen[58]) finden bei Kartoffel- und Möhrenscheiben eine Beschleunigung der auf Wasserimport beruhenden Gewichtszunahme durch Temperatursteigerung zwischen 10 und 30°[59]). Sodann fand auch Ursprung[60]) eine, zumal im prämortalen Zustande deutliche, physiologisch bedingte Erhöhung der Protoplasmapermeabilität für Wasser mit steigender Temperatur, und schließlich untersuchte Bode[61]) die Frage, indem er an dem Stumpfe dekapitierter Topfpflanzen von Sonnenrosen eine Wasserstrahlpumpe mit konstanter Kraft saugen ließ und die Abhängigkeit der bei wechselnder Temperatur herausgesaugten Wassermenge als Maß für die Permeabilität des Protoplasmas gewichtsmäßig ermittelte. Zwischen 1 und 10° zeigte sich keine wesentliche Beeinflussung der abgegebenen Wassermenge durch die Temperatur, sie stieg aber zwischen 10 und 14° sprunghaft an, um dann weiter bis zu 36° zu steigen. Letztere Temperatur bedingte bei längerer Einwirkung schon pathologische Vorgänge, die endlich zum Tod der Wurzel führten.

Dafür, daß neben rein physikalischen auch physiologische, d. h. regulatorische Vorgänge die Permeabilität für Wasser bedingen, sprechen endlich auch folgende Versuche Kosaroffs: Wird durch den Boden gesunder Topfpflanzen ein Strom von Kohlensäure oder Wasserstoff geschickt, so tritt bald Welken ein, somit wird die Wasseraufnahme gerade wie durch niedrige Temperatur herabgesetzt; dieser Erfolg ist schon nach einer Stunde zu bemerken, und in so kurzer Zeit kann eine Abtötung durch Kohlensäure kaum erfolgt sein. Wasserstoff wirkt langsamer; für ihn wissen wir aber, daß er an und für sich unschädlich ist und durch Verdrängung des Sauerstoffes von Einfluß ist. Es scheint demnach durch diese Versuche erwiesen, daß mit Unterdrückung der Sauerstoffzufuhr zur Wurzel die Wasseraufnahme herabgesetzt wird[62]). Der Sauerstoff aber ist für eine große Reihe von Lebensprozessen ein unentbehrlicher Faktor, während er für die Diffusion von Wasser durch eine tote Membran nicht in Betracht kommen kann. So werden wir zu der Vermutung gedrängt, daß, auch abgesehen von der Regulation der Saugkraft, von der oben die Rede war, die Lebenstätigkeit des Protoplasmas bei der Wasseraufnahme eine sehr wesentliche Rolle spielt.

Biologisch ist es von Interesse, daß verschiedene Pflanzen nicht gleichmäßig durch niedere Temperatur in der Wasseraufnahme ge-

---

58) 1917 Ann. of Bot. **31** 415.

59) Ueber Permeabilität toter Samenschalen für Wasser bei verschiedenen Temperaturen vgl. Denny 1917 Bot. Gaz. **63** 373 u. 468. (Q_{10} war hier größer für niedrigere als für höhere Temperaturen.)

60) 1918 Ber. Bot. Ges. **36** 514.

61) 1923 Jahrb. wiss. Bot. **62** 92.

62) Vgl. auch Livingston u. Free 1917 John Hopkins Univ. Circ. 182, zit. in Bergman 1920 Ann. of Bot. **34** 13.

schädigt werden; manche können selbst aus gefrorenem Boden noch Wasser aufnehmen [54]).

Wasseraufnahme durch oberirdische Teile. Die Wurzel ist das normale Organ für die Wasseraufnahme unserer gewöhnlichen Landpflanzen, und dementsprechend gehen diese nach der Zerstörung der Wurzel infolge Wassermangels zugrunde, auch wenn ihre Sprosse durch Regen und Tau häufig benetzt werden. Daraus darf man aber nicht den Schluß ziehen, daß den oberirdischen Organen überhaupt die Fähigkeit abgehe, Wasser aufzunehmen. Die Zellen der Blattepidermis z. B. enthalten, so gut wie die der Wurzelepidermis, osmotisch wirksame Stoffe in ihrer Vakuole, sie müssen also auch auf osmotischem Wege Wasser aufnehmen können, wenn nur die Außenwand für Wasser permeabel ist und wenn nennenswerte Wasseransammlungen nach Regen oder Tau auf dem Blatt stattfinden können. Nicht selten aber bedingt schon Form und Stellung der Blätter [63]) ein schnelles Ablaufen des Wassers, rasche Trockenlegung der Blattspreite; ebenso kann nach Stahls [64]) Untersuchungen durch die Stellung der Blätter eine Taubildung vermieden oder vermindert werden; schließlich finden sich auch mancherlei anatomische Einrichtungen, so vor allem die Wachsüberzüge, die die Blätter unbenetzbar machen. Das alles sind Vorkommnisse von beschränkter Verbreitung, generell aber unterscheiden sich die oberirdischen Pflanzenteile von den unterirdischen durch die Ausbildung der äußersten Schicht der Zellwand als Kutikula. Diese Kutikula besteht aus einer korkähnlichen Substanz, die in Wasser wenig quellbar ist und dementsprechend nur wenig Wasser durchläßt. Die Wurzelepidermiszellen besitzen dagegen eine Kutikula überhaupt nicht, und ihre Außenwände sind stets gut permeabel für Wasser [35]). Ganz impermeabel für Wasser sind aber selbst die schwer benetzbaren und kutikularisierten Membranen der oberirdischen Teile nicht [65]), und es wäre leicht, aus der vorliegenden Literatur Beweise dafür anzuführen, daß nicht nur Laubblätter und junge Stengel, sondern auch Knospenschuppen und ältere Zweige, an denen die Kutikula durch den noch weniger permeablen Kork ersetzt ist, Wasser aufnehmen [66]). Bei unseren gewöhnlichen Landpflanzen ist aber selbst während einer Regenperiode die Menge des so gewonnenen Wassers durchaus unzureichend, um die Transpirationsverluste zu decken, und deshalb ist die Wasseraufnahme durch den Sproß ohne Bedeutung [67]). Dies gilt sogar für Pflanzen wie die Karde, deren verwachsene Blattränder wassererfüllte Behälter bilden [68]). — Für Wüstenpflanzen dagegen mag die Aufnahme des Taus durch die oberirdischen Organe nicht ohne Bedeutung sein [69]), und in tropischen Gegenden mit großer Niederschlagsmenge, häufigen Regengüssen und größerer Luftfeuchtigkeit existieren zahllose Pflanzen, die mit dem Erdboden nicht in Be-

63) Stahl 1893 Annales Buitenzorg **11** 98.
64) Stahl 1897 Bot. Ztg. **55** 71.
65) Hales 1748 Statick der Gewächse S. 78. Halle.
66) Wiesner 1882 Sitzungsber. Wien **86** 40. Kny 1895 Ber. Bot. Ges. **13** 361.
67) Burgerstein 1920 Die Transpiration der Pflanzen. 2. Aufl. Jena.
68) Rostock 1904 Bot. Ztg. **62** 11.
69) Tauaufnahme bei Wüstenpflanzen s. Volkens 1887 Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. Berlin. Spalding 1906 Bot. Gaz. **41** 262. Marloth 1908 Das Kapland. Wissensch. Ergebnisse d. Tiefsee-Exped. Valdivia **2** 3. Jena. Schönland Bot. Cbl. **120** 536 (Ref.). Nicht alle Wüsten haben aber nennenswerte Taubildung; vgl. Fitting 1911 Zeitschr. f. Bot. **3** 209.

rührung kommen, also Wasser nur aus der Luft aufnehmen können; es sind das die in den Kronen der Bäume lebenden Epiphyten, deren Eigentümlichkeiten uns besonders durch SCHIMPER [70]) und GOEBEL [71]) in anziehendster Weise geschildert worden sind.

Luftwurzeln. Bei manchen dieser Epiphyten, so bei Araceen und Orchideen, werden lange Luftwurzeln ausgebildet, deren Funktion in der Aufnahme von Wasser aus der Luft besteht. Die Struktur dieser Wurzeln weicht ab von derjenigen gewöhnlicher Erdwurzeln; anstatt einer Wurzelhaare produzierenden Epidermis finden wir einen mehrschichtigen Mantel von Zellen, die frühzeitig ihr Protoplasma verloren haben und nun lufterfüllte Hohlräume bilden, die untereinander und später, falls Verletzungen auftreten, auch mit der Außenwelt durch Poren in Verbindung treten. Trifft Regen auf diese Wurzelhülle, so werden die einzelnen Regentropfen wie von einem Schwamm aufgesaugt, und Wasser tritt an die Stelle der Luft in die Hohlräume der Zellen; von dort wird es dann durch die Saugkraft der lebenden Zellen der Wurzelrinde, der jene Hohlräume kaum einen Widerstand gegen Entleerung entgegensetzen [72]), an die lebenden Zellen der Wurzelrinde abgegeben. Uebrigens kommen morphologisch und biologisch gleiche Wurzelhüllen auch terrestrischen Orchideen und Araceen sowie nicht-epiphytischen Vertretern anderer Monokotylenfamilien zu [73]). Bei anderen Epiphyten treten die Wurzeln an Mächtigkeit zurück und dienen nur noch der Befestigung der Pflanze im Substrat; die Wasseraufnahme wird ausschließlich durch die Blätter vermittelt. In auffallender Weise geschieht dies bei vielen Bromeliaceen. Hier sind die Blätter häufig rosettenförmig angeordnet und umschließen mit ihren Basen einen trichterförmigen Raum, in dem sich wie in einer Zisterne das Regenwasser ansammelt. Haare von eigenartiger Organisation absorbieren dann das im Trichter angesammelte Wasser. SCHIMPER hat nachgewiesen, daß das aus den Trichtern aufgenommene Wasser den Transpirationsverlust bei den Pflanzen vollkommen deckt, während ihre Wurzeln nicht imstande sind, Wasser in genügender Menge zu liefern. Dementsprechend haben denn auch solche Formen, die mit besonderen Haftvorrichtungen versehen sind, die Wurzeln ganz verloren. Das berühmteste Beispiel dieser wurzellosen epiphytischen Bromeliaceen ist Tillandsia usneoides, deren lange, graue, schweifförmige Büschel im tropischen und subtropischen Amerika in solchen Massen auftreten, daß sie das Laub der Bäume unsichtbar machen. „Den ersten Ursprung eines Schweifes bildet in der Regel ein einzelner, durch den Wind abgerissener Zweig, der, auf einen anderen Ast gefallen, denselben umwindet und zahlreiche Seitensprosse entwickelt, die sich teilweise wie der Muttersproß verhalten, zum größten Teil jedoch ganz frei in der Luft hängen.“ Die Blätter dieser Tillandsia bilden keinen Sammeltrichter, sie sind überhaupt nicht in einer Rosette angeordnet, sondern sie stehen vereinzelt am Stengel und sind zudem klein und unscheinbar; dafür ist aber die ganze Pflanze mit ventilähnlichen Haaren bedeckt, wie sie bei anderen Formen an der Blattbasis auftreten, und durch diese

70) SCHIMPER 1888 Die epiphytische Vegetation Amerikas. Jena.
71) GOEBEL 1889 Biologische Schilderungen. Marburg.
72) HOLLE 1915 Flora **108** 73.
73) GOEBEL 1922 Flora **15** 1.

nimmt sie ihren ganzen Wasserbedarf auf, zum größten Teil aus Tau [74]). Habituell gleicht ein solcher Epiphyt, wie schon der Speziesname „usneoides“ sagt, gewissen einheimischen von Bäumen herabhängenden Flechten.

Austrocknungsfähigkeit. Das erinnert uns daran, daß auch in unserem Klima Epiphyten vorkommen, die allerdings fast ganz auf niedrig stehende Pflanzen, Moose und Flechten, auch Algen [75]) beschränkt sind. Was diese Pflanzen vor den höheren voraushaben und sie befähigt, trockene Zeiten bei uns zu überstehen, das ist nicht ein besonders sparsames Wirtschaften mit dem einmal aufgenommenen Wasser, sondern die Fähigkeit, das Austrocknen ertragen zu können, eine Fähigkeit, die übrigens keineswegs auf die epiphytischen Formen dieser Pflanzengruppen beschränkt ist [76]). Die Pflanzen können oft so trocken werden, daß man sie pulverisieren kann, und haben ihre Lebensfähigkeit doch nicht eingebüßt, erwachen vielmehr, sowie sie vom ersten Regentropfen getroffen werden und diesen aufgesogen haben, zu neuem Leben. Vielleicht gibt es kein besseres Beispiel, die Lebensweise solcher Organismen zu charakterisieren, als die an dem Stein eines Hauses oder auf einem nackten Felsen wachsende Krustenflechte, die oft in Monaten nur für einige Stunden oder Tage die zur Ausführung der Lebensfunktionen nötige Wassermenge erhält und dazwischen von der Sonnenglut ausgedörrt wird [77]). Aber nicht nur die Austrocknungsfähigkeit ist für diese Pflanzen von größter Wichtigkeit, auch ihre Fähigkeit, das nach langer Dürre an sie kommende Wasser sofort aufnehmen zu können, ist von Bedeutung: es bleiben eben ihre Membranen auch im lufttrockenen Zustande leicht benetzbar, sie werden nicht wie der Staub der Straße durch den Wasserverlust unfähig, rasch wieder Wasser aufzunehmen. Durch diese Eigenschaften spielen Moose und Flechten [78]) eine wichtige Rolle im Haushalte der Natur, indem sie den Regen aufspeichern. So bilden die Pflanzen lebendige Wasserreservoire, deren Inhalt für lange Zeit anderen Organismen zugute kommen kann. Andere Epiphyten, die eine Austrocknung nicht ertragen können, sind zunächst einmal von allen zeitweise trockenen Standorten ganz ausgeschlossen; außerdem müssen sie entweder mit dem Wasservorrat, den sie in Regenzeiten aufgenommen haben, sehr wirtschaften, d. h. sie müssen ihre Transpiration einschränken, oder sie müssen besondere Wasserspeicher ausbilden, wie sie in der Tat durch Schimper und Goebel und schon früher durch andere Forscher in reichster Formenmannigfaltigkeit nachgewiesen worden sind. Von großem Interesse ist die mikroskopische Untersuchung gänzlich ausgetrockneter, aber noch lebender Zellen von Moosen. Oft vermag die Zellwand dem schrumpfenden

74) Ueber die Mechanik der Wasseraufnahme vgl. Mez 1904 Jahrb. wiss. Bot. **40** 157; Steinbrinck 1905 Flora **94** 464; Lieske 1915 Jahrb. wiss. Bot. **56** 112.

75) Vgl. u. a. Lechmere 1915 Nat. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtsch. S. 30.

76) Ueber Anpassung von Bodenalgen an extreme Trockenheit vgl. z. B. Fritsch 1916 Ann. of Bot. **30** 135; 1922 **36** 1. (Solche Algen ermangeln großer Vakuolen, halten auch im lufttrockenen Zustande verhältnismäßig viel Wasser fest und bedürfen nur geringer Wasserzufuhr, um aus dem lufttrockenen wieder in den turgeszenten Zustand überzugehen.) Ferner Bristol 1920 Ann. of Bot. **34** 35.

77) Ueber die Wasserökonomie der Krustenflechten: E. Bachmann 1913 Ber. Bot. Ges. **31** 3; 1922 Zeitschr. f. Bot. **14** 193.

78) K. Müller 1909 Jahrb. wiss. Bot. **46** 587.

Protoplasmakörper nicht durch Zerknitterung zu folgen. Dann treten Luftblasen zwischen Zellwand und Protoplasma auf, d. h. eine eigenartige Plasmolyse. Aehnliches gilt für die Zellen gewisser Farne, die das Austrocknen vertragen [79]).

---

4. Kapitel.

Die Transpiration [1]).

Wir kehren jetzt von den Epiphyten zu den gewöhnlichen Landpflanzen zurück, als deren typische Vertreter unsere Bäume und landwirtschaftlichen Kulturpflanzen gelten können. Der Boden liefert ihnen das nötige Wasser und sie nehmen es mit der Wurzel auf. Nun handelt es sich darum, den entgegengesetzten Prozeß, die Abgabe von Wasserdampf, die als Transpiration bezeichnet wird, bei den oberirdischen Teilen zu studieren. Die Laubblätter sind, durch ihre Gestalt und Struktur begünstigt, die Hauptorgane der Transpiration.

Die Existenz eines solchen Vorganges leuchtet auch ohne besondere Beweise ein, denn wie eine freie Wasseroberfläche, ein mit Wasser vollgesaugter Schwamm oder ein angefeuchteter Erdboden, so muß auch ein reichlich mit Wasser imbibierter Pflanzenkörper Wasserdampf abgeben, wenn die Atmosphäre nicht dunstgesättigt ist. Und da unter den in der Natur bestehenden Bedingungen nicht immer für sofortigen Ersatz des verdunsteten Wassers gesorgt ist, muß ein der Transpiration ausgesetzter Pflanzenteil Schwankungen im Wassergehalt, die bei unseren Laubblättern nicht mehr als 1 Proz. zu betragen pflegen, aufweisen. Das Welkwerden ist nichts anderes als die durch Wasserverlust bedingte Verminderung der Turgordehnung der Zellwände und damit der Straffheit der Gewebe. Solange dieser Wasserverlust gewisse Grenzen nicht überschritten hat, veranlaßt er neuen Wassernachschub und Wiederherstellung normaler Turgeszenz, und so sehen wir während der Nacht, wenn die Transpiration durch niedrigere Temperatur herabgesetzt ist, auch die Blätter wieder straff werden [2]). Aus diesen Erfahrungen des gewöhnlichen Lebens, ferner aus dem Umstand, daß man durch Beschattung einer Pflanze, durch rechtzeitiges Begießen das Welken verhindern oder beheben kann, geht die Bedeutung äußerer Verhältnisse für die Größe der Transpiration hervor. Fragen wir nun nach feineren Methoden, die auch geringe Wasserverluste der Pflanze aufzudecken vermögen und nicht nur aus der mit Welken verbundenen starken Wasserabgabe Schlüsse zu ziehen erlauben.

Methodik. Dank den zahlreichen Experimentaluntersuchungen über die Transpiration, die seit Hales [3]) bis in die letzte Zeit er-

79) Holle s. unter 72, für Algen auch Fritsch s unter 76.

1) Burgerstein 1920 Die Transpiration der Pflanzen. 2. Aufl. Jena. Renner 1915 Artikel: „Wasserversorgung“ im Hdwb. d. Naturw. **10** 538.

2) Caldwell nennt diese Erscheinung: „temporary wilting“, und trennt sie von dem „permanent wilting“, wie es für viele Gewächse trockener Gegenden charakteristisch ist (1913 Phys. res. **1** 1).

3) Hales 1727 Statical essays; 1748 Deutsch: Statick der Gewächse. Halle.

schienen sind[1]), kennen wir solcher Methoden so viele, daß wir uns in der Aufzählung beschränken müssen. In anschaulicher Weise kann die Wasserdampfabgabe von seiten der Pflanze durch das Beschlagen einer über sie gestülpten Glasglocke, die niedrig temperiert sein muß, demonstriert werden. Das Beschlagen erfolgt aus denselben Gründen, aus denen sich eine Fensterscheibe beschlägt, wenn man sie anhaucht. — Der exakteste, quantitative Nachweis der Transpiration ist mit Hilfe der Wage zu erbringen. Wenn man durch geeignete Vorrichtungen dafür sorgt, daß nur die Pflanze selbst, nicht auch der Boden, in dem sie wurzelt, Wasser abgeben kann, so wird man den etwa von Stunde zu Stunde ermittelten Gewichtsverlust direkt als Wasserverlust betrachten dürfen. Zwar spielen sich in der Pflanze noch andere Prozesse ab, die eine Aenderung des Gewichtes bedingen, doch treten sie stark zurück hinter den durch Wasserverlust bedingten Gewichtsänderungen. Mit Hilfe der Wage sind hauptsächlich die Angaben über die Größe der Transpiration gewonnen, die S. 48 angeführt sind. Eine dritte Methode, die handlich und weithin demonstrabel ist, beruht auf der Farbenänderung, die manche Substanzen durch Wasseraufnahme erfahren. Stahl[4]), dem wir die Ausarbeitung dieses Prinzips zu einer vortrefflichen Untersuchungsmethode verdanken, bedient sich des Kobaltochlorids, mit dessen Lösung Filtrierpapierstreifen getränkt werden. Das so gewonnene „Kobaltpapier" ist in trockenem Zustand blau und rötet sich bei Wasserzutritt. Zur Anstellung der „Kobaltprobe" legt man ein Stück blaues Kobaltpapier auf ein Blatt, und bedeckt es, um den Einfluß der Luftfeuchtigkeit zu eliminieren, mit einer Glasplatte. Je nachdem das Blatt dann viel oder wenig Wasserdampf abgibt, kann das Papier schon nach einigen Sekunden, oder erst nach Stunden, oder eventuell erst nach Tagen verfärbt sein. Anstatt der Farbenänderung kann man auch die Bewegungen hygroskopischer Körper [Erodiumgranne[5])] zum Transpirationsnachweis benutzen[6]).

Häufig wird auch das S. 60 abgebildete Potetometer zum Transpirationsnachweis benutzt. Mit diesem Apparat wird die Menge des aufgenommenen, nicht die des abgegebenen Wassers gemessen. Wenn man aber nach Einführung der Pflanze längere Zeit verstreichen läßt, ehe man abliest, und die Transpiration in mäßigen Grenzen hält, kann man diese beiden Mengen als gleich betrachten, es wird durch die Wasseraufnahme gerade der Verdunstungsverlust gedeckt[7]). Die

4) Stahl 1894 Bot. Ztg. **52** 117. Kamerling 1913 Ber. Bot. Ges. **31** 483 bestimmt die Verfärbungszeit und die während ihr erfolgte Gewichtszunahme von 1 qcm Kobaltpapier und kann so Rückschlüsse machen auf die von 1 qcm Blattfläche in einer bestimmten Zeit verdampfte Wassermenge. Livingston (1913 Plant World) bestimmt die Zeit, die verläuft, bis sich das dem Blatt aufgelegte Kobaltpapier entfärbt, und vergleicht sie mit der Zeit, in der Proben desselben Papiers, die in 1 mm Entfernung über einer freien Wasserfläche, oder über mit Wasser getränktem Fließpapier (Renner) ausgespannt sind, sich entfärben. Die verdunsteten Wassermengen sind den Zeiten umgekehrt proportional. Mit dieser Methode arbeitete auch Rübel (1920 Beih. Bot. Cbl. **37** I 1; hier ist auch weitere Literatur zitiert).

5) Darwin 1898 Phil. Transactions B. **190** 531.

6) Eine eigenartige Methode zum Transpirationsnachweis ist von Buscaglioni und Pollacci 1901 Atti Istit. bot. Pavia **7** angegeben worden.

7) Jost 1916 Zeitschr. f. Bot. **8** 1. Renner s. unter 1. Zu beachten ist beim Arbeiten mit abgeschnittenen Sprossen u. a. auch, daß diese zunächst stärker transpirieren als im intakten Zustand (vgl. die spätere Besprechung der Kohäsionsspannung des Wassers in den Gefäßen).

Methode hat mancherlei Vorzüge; sie ist sehr anschaulich, bei Verwendung von gefärbtem Wasser in der Kapillare auch weithin sichtbar, und ist sehr bequem, wenn es sich darum handelt, den Einfluß äußerer Faktoren auf die Transpiration zu studieren; auch kann man das Potetometer auf die Wage stellen, und so zwei Methoden kombinieren. — Ein selbstregistrierendes „Transpirometer" beschreiben Blackman und Paine [8]).

Bedeutung des Dampfdruckdefizits. Mit Hilfe einer dieser Methoden können wir auch die Abhängigkeit der Transpirationsgröße von äußeren Faktoren und der Struktur des Blattes untersuchen. Die Transpiration eines Blattes muß zunächst wie der physikalische Vorgang der „Evaporation" eines befeuchteten Stückes Filtrierpapier oder einer freien Wasserfläche durch äußere Faktoren in ihrem Außmaß beeinflußt werden. In erster Linie maßgebend ist der Feuchtigkeitsgehalt der Luft und die Temperatur; je geringer der Feuchtigkeitsgehalt, je höher die Temperatur, desto größer die Transpiration. Es ist das Dampfdruckdefizit, mit dem die Transpiration parallel geht [9]). Nennen wir E den Dampfdruck, den die Luft im Zustand der Sättigung aufweist, e den tatsächlich existierenden Dampfdruck, so ist E—e das Dampfdruckdefizit. Dieses aber hängt sehr wesentlich von der Temperatur ab. Betrachten wir die Luft bei 10° und bei 30° und stellen uns vor, daß sie jedesmal die gleiche relative Feuchtigkeit habe, z. B. 50 Proz. Dann enthält sie bei 10° 5 g Wasserdampf im Kubikmeter und kann noch weitere 5 g aufnehmen; bei 30° aber enthält sie 15 g und kann nochmals 15 g fassen. Es kann also im letzten Fall 3mal soviel Dampf abgegeben werden als im ersten; das Defizit ist 3mal so groß [10]).

Wenn die Pflanze höher temperiert ist als ihre Umgebung, kann sie selbst in dunstgesättigter Luft noch Wasserdampf abgeben; sie erreicht aber eine höhere Temperatur durch die Atmung oder durch Absorption von Licht- [11]) und Wärmestrahlen, die oft durch Farbstoffe gesteigert wird [12]). Auch durch Erschütterung wird die Transpiration gefördert, denn die Pflanze wird durch sie aus der dampfgesättigten Luft, die sich infolge der Transpiration an ihrer Oberfläche angesammelt hat, herausbewegt, und in neue, noch nicht gesättigte Teile der Atmosphäre gebracht. Anstatt die Pflanze zu

8) 1914 Ann. of Bot. **28** 109.

9) Giltay 1898 Jahrb. wiss. Bot. **32** 477. Stocker 1923 Zeitschr f. Bot. **15** 1.

10) Auch die schon von Gr. Kraus (1879) auf wechselnden Wassergehalt (Turgeszenzgrad), d. h. auf das wechselnde Verhältnis von Transpiration und Wassernachschub zurückgeführte periodische Dickenänderung von Pflanzenorganen, z. B. Laubblättern, wird vom jeweiligen Dampfdruckdefizit beeinflußt: Maximum der Blattdicke und Minimum des Dampfdruckdefizits am Morgen und Minimum der Blattdicke und Maximum des Defizits um Mittag fallen mehr oder minder zusammen, wie F. Bachmann (1922 Jahrb. wiss. Bot. **61** 372; dort weitere Lit.) mittels des „Hebelpachymeters" ermittelte. Nahm andererseits in gewissen Fällen die Blattdicke trotz Vergrößerung des Dampfdruckdefizits zu, so waren dafür nicht äußere Bedingungen, sondern innere regulatorische Veränderungen, z. B. Erhöhung der Saugkraft durch Ansammlung osmotisch wirksamer Assimilate in den Zellen verantwortlich zu machen; übrigens erwies sich die pachymetrische Methode in Bachmanns Händen als so fein, daß sie noch Luftfeuchtigkeitsschwankungen anzeigte, die sich dem Nachweis durch das Haarhygrometer entzogen.

11) Iwanoff 1923 Flora **16** 296.

12) Stahl 1896 Annales Buitenzorg **13** 137.

bewegen, können wir auch die Luft in Bewegung setzen, und so muß selbstverständlich der Wind die Transpiration steigern [13]).

Bedeutung der Kutikula. Neben diesen äußeren Faktoren kommt auch der Bau der Pflanze in Betracht. Man wird ohne näheren Beweis die Außenwände der Epidermiszellen als die Orte der Pflanze betrachten, die in erster Linie für die Abgabe von Wasserdampf in Betracht kommen. Wie alle Zellwände sind auch sie mit Quellungswasser imbibiert, das mit einer gewissen Kraft festgehalten wird. Für jede durch Verdunstung verlorene Wassermenge sucht dann die Zellwand durch Wasseraufnahme aus dem Protoplasma Ersatz zu schaffen, vom Protoplasma aber pflanzt sich die Wasserbewegung auf den Zellsaft fort, der dann konzentrierter wird. Da nun aber die Oberfläche der Pflanze stets weniger Wasser abgibt als eine gleich große freie Wasserfläche [14]), da, wie Livingston sagt, die „Transpirationskraft" < 1 ist, müssen Einrichtungen vorhanden sein, die transpirationshemmend wirken. Zu diesen gehört vor allem die Kutikula. Da sie nur wenig oder gar kein Wasser zu imbibieren vermag, wirkt sie wie eine dünne Oelschicht, die über eine Wasserfläche ausgebreitet ist. Es ist schon oben auf die Verschiedenheit in der Beschaffenheit der Epidermisaußenwand hingewiesen worden, die naturgemäß nicht nur bei der Wasseraufnahme, sondern auch bei der Abgabe von größter Bedeutung ist. So ist die dünne unverkorkte Außenwand der Wurzelspitze und der submersen Pflanzen [28]) so leicht für Wasser permeabel, daß die betreffenden Pflanzenteile an der Luft rasch vertrocknen. Und von diesem Extrem bis zu seinem Gegenstück, der dicken und so gut wie impermeablen Kutikula derber Blätter, finden sich alle Uebergänge. Um auch einen zahlenmäßigen Begriff von der Wirkung der Kutikula zu geben, prüfte Boussingault [15]) die Transpiration von Aepfeln, die teils mit Kutikula versehen, teils durch Schälen der Kutikula beraubt waren. Pro Stunde verlor ein Quadratzentimeter des normalen Apfels 0,005 g Wasser, des geschälten 0,277 g, also 55mal soviel.

Evaporationsgesetze. Aus den bisherigen Ausführungen erhellt, daß wir mit einer spezifisch verschiedenen Transpirationskraft verschiedener Pflanzen und ihrer Teile zu rechnen haben, und es liegt nahe, diese Differenz auch messend zu vergleichen, indem man sie auf gleich große transpirierende Flächen bezieht. Vorher aber muß noch der rein physikalischen Frage näher getreten werden, ob und inwieweit man denn die Evaporation der Größe der evaporierenden Fläche proportional setzen darf. Da ist es nun dem Physiker und seit den Arbeiten von Brown und Escombe auch dem Pflanzenphysiologen bekannt, daß, wenn eine Wasserfläche, die wir der Einfachheit halber kreisförmig annehmen wollen, klein, d. h. das Verhältnis des Umfangs zur Fläche groß ist, die Verdampfung nicht der Fläche, sondern nach Stefan dem Umfang (nicht der 2. Potenz des Radius, sondern dem Radius selbst) proportional geht. Von zwei kreisförmigen Wasserflächen, deren eine doppelt so groß ist als die andere, verdampft in gleichen Zeiten und unter gleichen Bedingungen jene nicht doppelt so viel, sondern weniger als doppelt so viel als diese, weil bei jener das Verhältnis der Fläche zum Umfang größer ist als bei dieser. Man kann sich den die Evaporation begünstigenden Einfluß einer starken Randentwicklung anschaulich machen, indem man sich in die Kuppe wasserdampfreicher Luft, die man sich über die evaporierende Fläche gelagert denkt, Linien einträgt, welche die Richtung des Dampfdruckgefälles in der Kuppe versinnbildlichen. Diese Linien werden am Rand stark divergieren,

13) Eine Apparatur, um Wind für Transpirationsversuche zu erzeugen, beschreiben Blackman und Knight 1917 Ann. of Bot. **31** 217.

14) Livingston 1906 Relation of desert plants to soil etc. Washington.

15) Boussingault 1878 Agronomie **6** 349.

weil sich da die verdampfenden Wasserdampfmoleküle weniger gegenseitig behindern als die vom Zentrum aus verdampfenden. Je kleiner die Fläche, um so mehr wird sich solch verdunstungssteigernder Randeinfluß geltend machen[16]). Weiter ist klar, daß zwei benachbarte verdunstende Flächen sich gegenseitig behindern, d. h. den „Randeinfluß" hemmen können, wenn sie nahe beieinander stehen; das ist der Fall, wenn ihr Abstand nicht wenigstens 8—10mal mehr beträgt als ihr Durchmesser. Was der Einfachheit wegen für kreisförmige Flächen entwickelt wurde, gilt auch für anders geformte; ein bandförmig gestrecktes Blatt muß aus physikalischen Gründen bei gleichem Dampfdruckdefizit und gleicher Organisation stärker transpirieren als ein rundes vom selben Flächeninhalt, da sein Rand vergleichsweise größer ist.

Diese Ausführungen gelten für ruhige Luft; es ist ein Verdienst von Sierp und Noack[17]), Gesetzmäßigkeiten, die auch für bewegte Luft gelten, und die den Biologen noch weit mehr interessieren müssen, entwickelt zu haben. Sie leiten eine Formel ab, die es erlaubt, wenn die Verdampfungsmenge für eine bestimmte Windgeschwindigkeit gefunden ist, sie auch für jede andere zu ermitteln[18]) — allerdings nur für so geringe Windgeschwindigkeiten, daß jene eben genannte Kuppenbildung, wenn auch durch den Wind gestört, doch noch stattfindet. Ist der Wind so stark, daß jede Kuppenbildung vereitelt wird, so vereinfacht sich die Sache insofern, als dann die Verdampfungsgeschwindigkeit einfach der Fläche proportional geht.

Wir können somit etwa schließen, daß bei ruhiger oder sehr mäßig bewegter Luft die Transpirationsgröße nicht nur von der Größe, sondern auch von der Gestalt des Blattes abhängt, in stärker bewegter Luft, wie sie an den meisten Standorten wohl ganz vorwiegend herrscht, ist die Gestalt gleichgültig, und unter solchen Bedingungen können wir, wenn wir die spezifische Transpirationskraft ermitteln wollen, die Transpiration einer Blattfläche mit der gleich großen einer anderen Pflanze vergleichen, und auch mit der einer einzigen, gleich großen Wasserfläche; dann ist es für die Stärke der Transpiration auch ganz gleichgültig, ob bei einer Pflanze ein großes oder viele kleine Blätter von demselben Flächeninhalt als transpirierende Flächen wirksam sind, während in ganz ruhiger Luft mehrere kleinere Blätter mehr Wasserdampf abgeben als ein flächengleiches großes[19]). — In ruhiger Luft ist, wie theoretisch zu erwarten war, und von Sierp und Noack auch mit Hilfe von Gipsmodellen nachgewiesen werden konnte, die Transpiration langgestreckter Baumkronen stärker als die kugelförmiger. Da aber in bewegter Luft dieser Unterschied verschwindet, schließen die genannten Autoren, daß in natura die Form der Baumkrone kaum einen Einfluß auf die Transpirationsgröße hat.

---

16) Es ist einleuchtend, daß es aus diesem Grund keinesfalls gleichgültig ist, ob die Wassermasse, deren Evaporation gemessen werden soll, das Gefäß, in dem sie sich befindet, ganz ausfüllt oder nicht, da im letzteren Fall die „Randstrahlen" mehr oder weniger zusammengebeugt werden; je tiefer das Niveau des Wassers im Gefäß, um so mehr wird die Verdampfung der Fläche proportional gehen. Vgl. Thomas und Ferguson 1917 Ann. of Bot. **31** 241.

17) Sierp und Konrad Noack 1921 Jahrb. wiss. Bot. **60** 459.

18) Stefans, für ruhige Luft gültige Formel lautet:

$$m = 4\ kr \log \frac{P-p_2}{P-p_1}$$

m ist die in der Zeiteinheit verdampfte Wassermenge, P der Luftdruck, p_1 und p_2 die Dampfspannung unmittelbar über und in einiger Entfernung von der evaporierenden Fläche; da sich p_2 mit der Windgeschwindigkeit dauernd ändert, kann die Formel für bewegte Luft nicht benutzt werden. Sierp und Noack errechneten darum eine für $\log \frac{P-p_2}{P-p_1}$ einzusetzende Größe α, die also ein Maß für den Grad der Kuppenzerstörung durch den Wind abgeben soll, aus der für verschiedene Windgeschwindigkeiten empirisch bestimmten Evaporationsgröße, und fanden:

$$\log \frac{\alpha_{2x}}{\alpha_{2x}-\alpha_x} = \text{Konst.} = \beta$$

α_x gilt für eine bestimmte Windstärke, α_{2x} für eine doppelt so große. Ist also m für eine Windstärke bestimmt, so kann daraus m für einen doppelt so starken Wind berechnet werden. — β ist allerdings nur für eine bestimmte Form und Größe der Evaporationsfläche konstant; für andere Schalengrößen müssen Korrekturen mit Hilfe empirisch gewonnener Kurven angebracht werden.

19) Vgl. auch Wiesner 1908 Ber. Bot. Ges. **26a** 702.

Die Evaporation eines Pflanzenteils, verglichen mit der einer gleichen Wasserfläche, bezeichnet man seit LIVINGSTON[20]) als „relative Transpiration". Da das Arbeiten mit freien Wasserflächen unhandlich ist, verwendet man statt ihrer mit Vorliebe sog. Atmometer, d. h. hohle Körper aus porösem Material, die mit Wasser gefüllt werden und durch Vergleich ihrer Evaporation mit der einer freien Wasserfläche oder eines Normalatmometers geeicht werden müssen; da bei solcher Eichung gleiche Flächen nicht ohne weiteres verglichen werden können ist, sie bei mangelnder Kritik mit großen Fehlerquellen behaftet, auf die wir nicht eingehen können[21]). Wohl aber muß uns die Frage, ob die Gesetzmäßigkeiten der Verdampfung einer freien Wasserfläche auf die Verdampfung durch das poröse Material des Atmometers übertragen werden können, noch beschäftigen.

Spaltöffnungen. Wenn auch vielfach die Kutikula in kontinuierlicher Schicht, ohne sichtbare Lücken, die Pflanzenteile überzieht, so ist sie doch an den oberirdischen Teilen höherer Pflanzen in den meisten uns interessierenden Fällen von zwar mikroskopisch kleinen, aber meist sehr zahlreichen Löchern durchbohrt; sie ist ein „multiperforates Septum", der lückenlose Schluß, der zwischen den Epidermiszellen besteht, ist an besonderen Organen, den sog. Spaltöffnungen (Stomata) unterbrochen. Jede Spaltöffnung (Fig. 10) besteht aus zwei Zellen (Schließzellen), die sich durch ihre gekrümmte Form von den anderen Epidermiszellen unterscheiden. Indem diese Zellen die Konkavseiten ihrer Krümmung einander zukehren, lassen sie eine kleine „Spalte" frei, und diese mündet einerseits frei in die Atmosphäre, andererseits führt sie zu einem großen Interzellularraum, der sog. „Atemhöhle" (s. Fig. 10 *B*), die in direkter Kommunikation mit den Interzellularen steht, die zwischen den Binnenzellen des Pflanzenkörpers verlaufen. Die Interzellularen bilden, da sie miteinander in Verbindung stehen, ein System kommunizierender[22]) lufterfüllter Kammern und Kanäle, das Durchlüftungssystem der Pflanze, das durch die Spaltöffnungen in direkter Verbindung mit der Atmosphäre steht. Die Spaltöffnungen gestatten also Gasen jeder Art den Eintritt in die Pflanze, wie auch den Austritt aus ihr, und tief im Innern gelegene Zellen können mit ihrer Hilfe in direktem Gasaustausch mit der Atmosphäre stehen. Von der Bedeutung der Interzellularen und der Spaltöffnungen für den Gaswechsel der Pflanze kann man sich überzeugen, wenn man ein

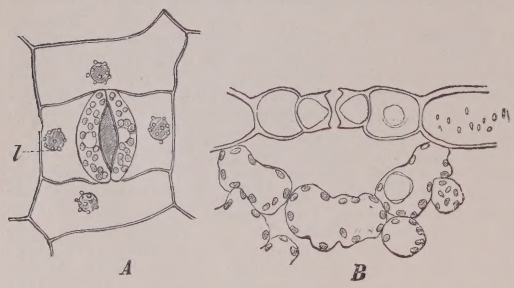


Fig. 10. Epidermis der Blattunterseite von Tradescantia virginica. *A* von außen; in der Mitte die zwei Schließzellen. *B* im Querschnitt; unter der Spalte der Schließzellen die „Atemhöhle"; an diese schließt sich chlorophyllführendes Parenchym an. Vergr. 248. (Aus Lehrbuch d. Botanik f. Hochschulen.)

20) CARNEGIE Inst. 1906 Publ. No. 50.

21) Vgl. LIVINGSTON 1910 Plant World **13**; 1912 **15**; 1915 **18**. Zit. nach THOMAS und FERGUSON zit. unter 16.

22) NEGER unterscheidet Blätter, bei denen alle Interzellularen kommunizieren, als homobare von den heterobaren, bei denen nur die Interzellularen innerhalb jedes Zwischennervenfeldes zusammenhängen (1918 Flora **11/12** 152).

abgeschnittenes Blatt einer Pflanze in Wasser stellt und dafür sorgt, daß der Luftdruck, der auf dem untergetauchten Stielende lastet, kleiner ist als der auf der Blattlamina ruhende. Schon bei ganz geringer Druckdifferenz sieht man aus dem Stiel einen kontinuierlichen Strom von Luftblasen entweichen. Man kann auch umgekehrt den verminderten Luftdruck über einem Teil des Blattes B erzeugen, wenn man auf diesem eine kleine tubulierte Glasglocke G aufgekittet hat. Verdünnt man in dieser z. B. durch Saugen mit dem Munde die Luft, und sperrt dann ab, so kann man das Einströmen von Luft durch die Stomata an dem schnelleren oder langsameren Fallen des Meniskus in einem Wassermanometer T beobachten, den man der Glocke aufgesetzt hat. Darwin [23]) hat diesem gut verwendungsfähigen Instrument den Namen Porometer gegeben (Fig. 11).

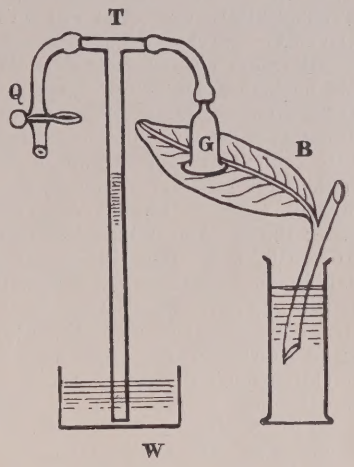


Fig. 11. Porometer. (Aus Lehrbuch d. Botanik f. Hochschulen.)

Auch in der Natur kann eine Strömung der Gasmassen durch die Spaltöffnungen erfolgen, wenn eine Differenz zwischen dem in der Atmosphäre und dem in den Interzellularen herrschenden Luftdruck existiert (Filtration). Eine solche kann z. B. durch mechanische Kompression der Interzellularen bei Biegungen eines Pflanzenteils, etwa durch Wind oder durch chemische Veränderung der Interzellularluft bei der CO_2-Assimilation und der Atmung zustande kommen. Neben solchen Massenbewegungen spielt aber stets auch die Gasdiffusion eine sehr wichtige Rolle: sie ist die Folge einer ungleichen Konzentration der Gase an zwei verschiedenen Orten und dauert so lange, bis überall die gleiche Zusammensetzung herrscht. Sie ist der Diffusion gelöster Stoffe in einer Flüssigkeit analog.

Daß durch Diffusion auch recht lebhafte Gasströme entstehen können, sieht man an gewissen Wasserpflanzen, z. B. Nelumbium speciosum [24]). Bringt man in die Mitte des schildförmigen Blattes einen Wassertropfen, so bemerkt man, daß in diesem andauernd Luftblasen aufsteigen, die aus dem Blatt austreten, um so rascher, je höher

23) Fr. Darwin und Pertz 1911 Proc. R. Soc. (B) **84** 136. Kritische Ausführungen bei Knight 1916 Ann. of Bot. **30** 57 und bei Bachmann l. c. — Die Fallgeschwindigkeit im Wassermanometer, oder ihr reziproker Wert, die „Porometerzeit", ist ein Maß für die Geschwindigkeit des Einströmens von Luft durch Interzellularen und Stomata in das Porometer. Darwin setzte die Transpiration durch die Stomata proportional der $\sqrt[2]{\ }$ der beobachteten Strömungsgeschwindigkeiten; nach Bachmann sind jedoch die Beziehungen zwischen beiden Größen nicht so einfach. — Ein selbstregistrierendes Porometer beschreibt Pinkhof 1922 Ak. Wetensch. Amsterdam **23** No. 8.

24) Ohno 1910 Zeitschr. f. Bot. **2** 641. Ursprung 1912 Flora **104** 129.

die Temperatur und je trockener die Luft ist. Es beruht das vermutlich darauf, daß der im Blattinnern gebildete Wasserdampf einen Ueberdruck erzeugt, der sich am Ort des geringsten Widerstandes — der Blattmitte — auszugleichen sucht. Da aber fortdauernd trockene Luft nachdiffundiert und im Innern Wasserdampf gebildet wird, entsteht immer von neuem wieder der Ueberdruck. Zweifellos muß eine ähnliche Erscheinung bei jeder beliebigen Pflanze eintreten — da aber der Widerstand in den engen Interzellularen der Landpflanzen ein hoher ist, läßt sich bei ihnen die Blasenausscheidung nicht beobachten.

Im Augenblick interessiert uns von dem Gaswechsel, der sich durch die Spaltöffnungen vollzieht, nur die Abgabe von Wasserdampf. Aus der geschilderten Struktur der Pflanze folgt, daß es neben der Transpiration der Epidermiszellen gewissermaßen noch eine „innere Transpiration“ geben muß, da jede irgendwo an einen Interzellularraum angrenzende Zelle Wasserdampf an diesen abgeben kann; die nächste Folge dieser inneren Transpiration wird nun lediglich die vollkommene Dampfsättigung der Interzellularluft sein. Zu einem Wasserverlust für die Gesamtpflanze kommt es erst, wenn aus der Interzellularluft Wasserdampf durch die Spaltöffnungen nach außen tritt. Aus einer einzelnen Spalte werden nur ganz minimale Wassermengen austreten können, denn die Spalten sind sehr klein; die größten unter ihnen (Amaryllis oder Hafer) haben einen Querdurchmesser von 0,01—0,02 mm. Das sind also Oeffnungen von einer solchen Feinheit, daß ihnen gegenüber ein Nadelstich als großes Loch erscheint. Ihre Bedeutung für das Leben der Pflanze gewinnen sie demnach neben später zu behandelnden Eigentümlichkeiten vor allen Dingen durch ihre große Zahl. Auf der Unterseite von Laubblättern, wo sie am reichlichsten auftreten, hat man 40 bis 300 auf dem Quadratmillimeter, in einzelnen extremen Fällen sogar 625 (Olea) und 716 (Brassica Rapa) gezählt. Nach Rübel[4]) findet man auf der Blattoberseite der Sonnenblume etwa 200, der Blattunterseite etwa 300 auf 1 qmm; bei Sonnenexemplaren etwas mehr als bei Schattenexemplaren[25]). Nach Noll[26]) besitzt ein mittelgroßes Blatt von Brassica Rapa nicht weniger als 11 Millionen Stomata, das der Sonnenblume 13 Millionen.

Kutikuläre und stomatäre Transpiration. Man hat also zwischen einer kutikulären und einer stomatären Transpiration zu unterscheiden und kann den Gegensatz zwischen beiden nicht selten am Verhalten der beiden Blattseiten erkennen. Wenn die Kutikula auf beiden Seiten eines Blattes, das nur unterseits Stomata führt, gleich ist, so kann man wohl sagen, man beobachte auf der Blattoberseite die kutikuläre, auf der Unterseite dieselbe nebst der stomatären[27]). Mehrere Methoden, am anschaulichsten die Kobaltprobe, demonstrieren nun aber, daß die kutikuläre Transpiration häufig so gering ist, daß man sie praktisch gleich Null setzen kann; so kann man z. B. bei Blättern von Liriodendron tulipifera oder von Cyclamen ein der Unterseite angelegtes Kobaltpapier schon nach wenigen Sekunden die Farbe wechseln sehen, während das mit der Oberseite in Berührung befindliche stundenlang blau bleibt. Pflanzen, die in feuchter Luft leben, die Hymenophylleen,

25) Angaben über Unterschiede im stomatären Apparat zwischen Sonnen- und Schattenpflanzen macht z. B. Lundegårdh 1922 Biol. Cbl. **42** 339.

26) Noll 1902 Lehrb. d. Botanik f. Hochsch. 5. Aufl. S. 157. Jena.

27) Ueber Transpirationsversuche mit Blättern, deren Stomata mit Vaseline verstopft waren berichtet Darwin 1914 Proc. Roy. Soc. **87** 269.

haben freilich eine viel weniger derbe Kutikula, und so erhält bei diesen spaltöffnungsfreien Farnen die kutikulare Transpiration Werte, die recht ansehnlich sind und bequem mit Kobaltpapier nachgewiesen werden können; das Extrem stellen dann die schon erwähnten submersen Pflanzen dar, bei denen die Permeabilität der Kutikula[28]) bei fehlenden Spaltöffnungen ohne weiteres durch das rasche Welken an der Luft demonstriert wird.

Zur Kenntnis der Wasserdampfabgabe durch Diffusion aus den Spaltöffnungen haben uns die Arbeiten von Brown und Escombe[29]) sowie von Renner[30]), später die von Sierp und Noack (l. c.) und auch Bachmann (l. c.) wertvolle Beiträge geliefert. Wie oben das ganze Blatt als evaporierende Fläche betrachtet wurde, müssen wir nunmehr, wo es sich nur um die stomatäre Transpiration handelt, die Spalte jedes Stoma als transpirierende Fläche ansehen. Betrachten wir zuerst den in natura kaum je verwirklichten Fall, daß die Luft ganz ruhig ist, und nehmen wir ferner an, die Stomata seien so weit voneinander entfernt, daß sie sich gegenseitig nicht behindern (vgl. S. 69), so wird sich jene oben für die ganze Blattfläche geschilderte Kuppenbildung über jedem Stoma ungestört vollziehen können, und als Folge davon wird das „Durchmessergesetz" die Transpiration beherrschen. Die Randstromlinienwirkung, von der wir oben sprachen, tritt ganz klar zutage, und natürlich um so deutlicher, je kleiner die Löcher sind. Die relative Menge verdampften Wassers bezogen auf die Fläche der Löcher, wird mit Verkleinerung der Löcher also erheblicher werden; die absolute Menge muß natürlich mit der Verkleinerung auch kleiner werden und die Verdampfungsgröße des ganzen Blattes kann unter den oben genannten Voraussetzungen niemals die einer freien gleich großen Wasserfläche annehmen.

Diese Bemerkungen bedürfen aber, worauf Bachmann hinweist, insofern einer Ergänzung, als sie die Tiefe der Spaltöffnungen noch nicht berücksichtigen. Brown und Escombe geben nämlich für die Diffusion aus kleinen Löchern die folgende Formel:

$$v = \frac{k \cdot p \cdot r^2\pi \cdot n}{l + {}^1/_8\, r\pi}$$

v ist die in der Zeiteinheit transpirierte Wassermenge, p die wirksame Dampfdruckdifferenz, r der Radius eines Kreises von der Fläche des Spaltes, n die Zahl der Spalten, l endlich die Tiefe des Spaltes. Aus dieser Gleichung ist zu entnehmen, daß die pro Sekunde evaporierte Wassermenge unter sonst gleichen Bedingungen dem Radius nur dann proportional ist, daß also nur dann das Durchmessergesetz gilt, wenn die Tiefe des Spaltes gegen ${}^1/_8\, r\pi$ vernachlässigt werden kann. Kann dagegen umgekehrt ${}^1/_8\, r\pi$ gegenüber l vernachlässigt werden, so ist die Evaporation annähernd proportional πr^2, d. h. dann gilt das Flächengesetz. Wie Bachmann sagt, überwiegt im ersten Fall das „Herausdiffundieren", das dem Radius, im anderen das „Durchdiffundieren", das der Fläche proportional geht. Im allgemeinen wird

28) Ueber die Kutikula von Wasserpflanzen: Mayr 1915 Beih. Bot. Cbl. **32** 278; Schreiber 1922 Oest. Bot. Zeitschr. **71** 87.

29) Brown und Escombe 1900 Phil. Transactions **193** 223.

30) Renner 1910 Flora **100** 451. 1911 Ber. Bot. Ges. **29** 125. 1912 Ber. Bot. Ges. **30** 572.

also der Wert der diffundierten Wasserdampfmenge einer Größe proportional sein, die zwischen r und r^2 liegt.

Soweit die Diffusion bei ruhiger Luft. Wie verhält es sich nun bei Wind? Die neuesten Untersuchungen hierüber verdanken wir wiederum SIERP und NOACK; die Kuppenbildung, die Vorbedingung also für die Randstromwirkung, wird mit steigender Windgeschwindigkeit mehr und mehr gestört, und wenn schließlich die Kuppen vom Wind „weggewischt" werden, wird die Evaporation der Fläche und nicht mehr dem Radius proportional.

Rücken nun aber die Spalten einander so nahe, daß sie sich gegenseitig „stören", so wird der Effekt in komplizierter Weise abhängig von dem Abstand der Spalten sowie auch der Größe der Gesamtfläche. Jedenfalls wird die Randstromwirkung mehr und mehr ausgeschaltet, der Stromlinienverlauf gleicht einer Schar von Geraden, die senkrecht auf der transpirierenden Fläche stehen, und je geringer der Abstand der Löcher wird, um so mehr nähert sich der Evaporationswert dem einer frei verdampfenden Wasserfläche[31]).

Wir dürfen also sagen, daß die diffusionssteigernde Randstromlinienwirkung ein Faktor ist, der nur bei ruhiger Luft die Transpiration steigert. Die transpirationsfördernde Wirkung des Windes andererseits beruht darauf, daß durch ihn das Dampfdruckgefälle steiler (vgl. p in der Formel S. 73) gemacht wird[32]).

In bewegter Luft herrscht nämlich direkt über der Spalte der niedere Druck der Atmosphäre, in ruhiger Luft quillt der Dampf aus den Spaltöffnungen hervor und verdünnt sich allmählich, die trockene Luft wird also gewissermaßen vom Blatt abgedrängt. Da somit das Gefälle verringert ist, muß die Diffusion verlangsamt werden. In der Tat ergaben Versuche eine Vermehrung der Transpiration im Wind auf den 2—5-fachen Wert gegenüber ruhiger Luft. Das ist weniger als man erwarten sollte, und es wird deshalb angenommen, daß bei Wind die maximale Dampfspannung nicht direkt hinter der Spalte erreicht wird, sondern am Grund der Atemhöhle oder noch tiefer im Interzellularsystem.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß weder in bewegter noch in unbewegter Luft die denkbar größte Transspiration erreicht wird, weil in beiden Fällen nicht das maximale Gefälle gegeben ist. In bewegter Luft grenzt zwar außen an die Spalte Luft mit minimaler Dampfspannung, aber innen an der Spalte ist nicht gleich maximale Spannung gegeben; in ruhiger Luft ist zwar innen maximale Spannung vorhanden, aber durch die Kuppenbildung wird außerhalb die trockene Luft abgedrängt[33]).

Variation der Spaltbreite. Unsere bisherige Darstellung der Funktion der Stomata erweckt die Vorstellung, der Porus stelle eine Oeffnung von ein für allemal gegebener Größe dar. Das ist aber nicht zutreffend: die Schließzellen sind vielmehr befähigt, je nach

---

31) Ueber FREEMANS Studien, der mit ähnlicher Fragestellung wie SIERP und NOACK arbeitete, aber nicht wie diese die Evaporation bei trockener Luft untersuchte, und außerdem mit höheren Windgeschwindigkeiten arbeitete (1920 Bot. Gaz. **70** 190) vgl. die Ausführungen bei SIERP-NOACK.

32) RENNER betont mit Recht, daß Untersuchung der Transpiration in unbewegter Luft keinen großen Wert hat, denn eine solche dürfte in der Natur fast nie vorkommen.

33) Vgl. auch WIESNER 1908 Ber. Bot. Ges. **26a** 702.

Umständen die Spalte zu öffnen oder zu schließen, und vermögen dadurch der stomatären Transpiration von Null an aufwärts die verschiedensten Werte zu erteilen. Erreicht wird diese Variation der Spaltweite durch verschiedene Krümmung der Schließzellen. Zum Verständnis der Mechanik dieses Vorganges ist es nötig, den Bau der Spaltöffnung näher zu betrachten. Als Beispiel wählen wir Amaryllis, bei der namentlich durch SCHWENDENER[34]) die in Betracht kommenden Verhältnisse aufgeklärt worden sind; die verschiedenen Typen des Baues und der Mechanik der Spaltöffnungen findet man bei HABERLANDT[35]) behandelt.

Fig. 12 zeigt die Amaryllisspaltöffnung im geöffneten und im geschlossenen Zustande, sowohl in der Flächenansicht wie im Querschnitt. Auf letzterem (Fig. 12 *I*) fällt die asymmetrische Gestaltung der Schießzelle in bezug auf die Linie *S* auf, die die Konkavseite der Schließzelle von der Konvexseite trennt. Während die Konvexseite im Querschnitt ziemlich genau einen Halbkreis bildet, stellt die Außenkontur der Konkavseite eine viel kompliziertere Figur dar, und dementsprechend wird auch der Interzellularraum zwischen den Konkavseiten der beiden Schließzellen ganz außen sehr eigenartig durch hörnchenartige Vorsprünge (*H*) verengt; dann folgt eine Erweiterung — der sog. Vorhof der Spaltöffnung —; darauf in der Mitte wieder Verengerung, die eigentliche Spalte; dann eine Erweiterung (Hinterhof), die durch ein zweites Paar von Hörnchen am inneren Ende wieder verengert wird. Die Innenkontur verläuft nun aber nicht parallel der äußeren, sondern sie bildet ungefähr einen Halbkreis; so kommt es, daß die Konkavseite aus einer ungleichmäßig dicken Membran besteht: sie ist relativ dünn in der Mitte, hat aber oben und unten (in der Figur) mächtige Verdickungsleisten (den Hörnchen entsprechend) aufzuweisen. Vom Zellinhalt der Schließzellen ist der reichliche Chlorophyllgehalt hervorzuheben, der anderen Epidermiszellen oft fehlt. Das Protoplasma umschließt eine große Vakuole, die der Sitz wechselnder osmotischer Kräfte ist. Unter dem Einfluß des Binnendruckes werden nun die Zellmembranen gedehnt; da aber die Konkavseite vermöge der dickeren Wandung einer Dehnung größeren Widerstand leistet als die Konvexseite, so dehnt sich erstere weniger als letztere. Die Folgen dieser ungleichseitigen Dehnung macht man sich am besten an einem Modell aus einem dünnen, dehnbaren, allseits geschlossenen Kautschukschlauch klar, dem einseitig eine Verstärkungsschicht aufgeklebt wurde. Preßt man in ihn Wasser oder Luft ein, so geht er aus dem geraden (Fig. 12 *V*) in den gekrümmten Zustand über (Fig. 12 *VI*). Denkt man sich nun zwei solche Schläuche mit dem oberen und unteren Ende der derbwandigen Seite vereinigt, während deren Mitte frei bleibt, so sieht man bei Eintreten eines Druckes die beiden Schläuche in der Mitte auseinanderweichen. Derselbe Vorgang vollzieht sich bei den Schließzellen, Die Spalte verbreitert sich bei einer Drucksteigerung so sehr, wie es die Fig. 12 *IV* der Fig. 12 *III* gegenüber zeigt. Man sagt im ersteren Falle, sie sei geschlossen, im zweiten, sie sei geöffnet, und in der Tat liegen die beiden Schließzellen bei niedrigem Innendruck zwar nicht so fest aneinander, daß ein hermetischer Ver-

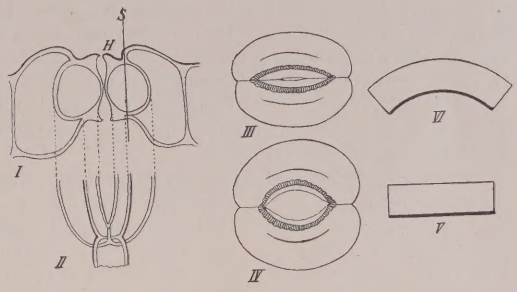


Fig. 12. *I—IV* Spaltöffnung von Amaryllis formosissima nach SCHWENDENER. *I* Querschnitt, *II* halbe Flächenansicht, *III* Flächenansicht der geschlossenen, *IV* Flächenansicht der geöffneten Spaltöffnung. *V, VI* Schema: Erklärung im Text.

34) SCHWENDENER 1881 Monatsber. Berl. Akad. S. 833 (Ges. Abhandl. 1 33).
35) HABERLANDT 1918 Physiologische Pflanzenanatomie. 5. Aufl. Leipzig.

schluß entsteht, aber doch so, daß Gase, speziell Wasserdampf, nicht in nennenswerter Weise zwischen ihnen durchpassieren können, die stomatäre Transpiration also unterdrückt wird. Durch Wechsel im Zelleninnendruck kann nun die Pflanze der Spalte sehr verschiedene Weite geben. Beobachtet man Spaltöffnungen unter dem Mikroskop, so kann man leicht die Wirkung der Druckschwankungen im Innern der Schließzellen demonstrieren, denn sind die Spalten offen, so kann man sie durch Einwirkung plasmolysierender Lösungen rasch zum Schluß bringen, und, wenn man wieder Wasser zusetzt, sieht man bald von neuem die Oeffnung eintreten.

Inhaltsstoffe der Schließzellen. Lloyd [36]) wies nach, daß der Inhalt der Schließzellen mit der Weite der Spalten wechselt: Bei geschlossenen Spalten führen sie gewöhnlich Stärke (eine Ausnahme macht nach Hagen die Zwiebel, in deren Schließzellen sich nie Stärke findet, und die winterharten Pflanzen, deren Schließzellen in der kalten Jahreszeit bei geschlossenem Spalt Oel [37]), daneben auch Zucker und Gerbstoffe enthalten), und die Schließzellenstärke schwindet im selben Maß, als sich die Spalten öffnen, um durch reduzierenden Zucker ersetzt zu werden. Diese Umwandlung kann schnell vor sich gehen; nach Iljin kann man in zunächst offenen, stärkefreien, sich dann allmählich schließenden Schließzellen bereits nach $^1/_2$ Stunde Stärke auftreten sehen. Das deutet auf verschieden hohe osmotische Werte im offenen und geschlossenen Zustande, und tatsächlich fand Iljin [38]), zunächst bei Steppenpflanzen, daß bei offenem Spalt der osmotische Wert der Schließzellen bei Grenzplasmolyse den der Epidermiszellen stark übertrifft, um bei geschlossenen Spalten auf den der letzteren herabzusinken.

Osmotischer Wert der Schließzellen. Nachdem dann Wiggans [39]) Gleiches gefunden hatte, gelangen Steinberger [40]) genauere Messungen des osmotischen Wertes bei offener und geschlossener Spalte. Im ersteren Fall entsprach der Wert bei Grenzplasmolyse einer 1- bis 2-molaren NaCl-Lösung, die osmometrisch einen Druck von 45 bis 90 Atm. entwickeln würde. In den Epidermiszellen belief er sich auf 0,15 Mol. NaCl, und auf diesen Wert oder sogar etwas tiefer sank er in den Schließzellen geschlossener Spaltöffnungen. Stets war, soweit es sich, wie in den allermeisten Fällen um solche Schließzellen handelte, die Stärke ausbilden können, der Stärkegehalt der Spaltweite reziprok.

Die genaue Ermittelung der genannten Werte auf plasmolytischem Wege stößt auf Schwierigkeiten. Verwendet man als Plasmolytika die Salze von Kalium, Natrium oder auch Baryum oder zumal Beryllium, so dringen sie sehr schnell in die Schließzellen ein und üben außerdem einen Reiz aus, der die Verzuckerung der Stärke bewirkt. Beide Vorgänge, Eindringen des Salzes und Anatonose, täuschen dann leicht einen viel zu hohen osmotischen Wert vor. Dienen andererseits langsam eindringende Lösungen, etwa von Kalksalzen oder von Zucker zum Plasmolysieren, so bewirkt der Wasserentzug in den Schließzellen, daß aus Zucker Stärke gebildet wird, also Katatonose eintritt, wodurch der osmotische Wert zu gering erscheinen kann. Bei allzu starkem Wasserentzug kann es ferner zum Stärkezerfall unter Bildung noch unbekannter, aber osmotisch nicht leistungsfähiger Stoffe kommen [41]).

36) Lloyd 1908 Carn. Inst. Washington No. 82.

37) Hagen 1916 Beitr. z. allg. Bot. **1** 261. Crüger (1921 Ber. Bot. Ges. **39** 175) erklärt das „Oel" für „Mesophyllsekret".

38) Iljin 1915 Beih. Bot. Cbl. **32** I 15 u. 36.

39) Wiggans 1921 Am. Journ. Bot. **8** 30. Rosing 1908 Ber. Bot. Ges. **26** a 438.

40) Steinberger 1922 Biol. Cbl. **42** 405.

41) Iljin 1922 Jahr. wiss. Bot. **61** 670 u. 698; 1922 Bioch. Zeitschr. **132** 494, 511. Diese Salzeinwirkungen, zu denen auch noch Otte (1919 Diss. Münster) zu vergleichen ist, machen es sehr wahrscheinlich, daß die von Kohl, Hagen u. a. Forschern beobachtete Oeffnung der Spalten unter dem Einfluß von Diastaselösungen eine Wirkung der Salze war, die dem Fermentpräparat anhingen (vgl. auch Ruhland Biol. Cbl., zit. S. 43).

Abgesehen von den genannten Stoffen, führen die Schließzellen in den meisten Fällen auch Chlorophyll, können also auch durch Assimilation Zucker und Stärke bilden. Daß die so gebildeten Assimilate aber für den Mechanismus der Spaltöffnungen nicht unbedingt nötig sind, zeigt die von KÜMMLER[42]) genauer studierte Erscheinung, daß in gewissen normal funktionierenden Spaltöffnungen Chlorophyll auch fehlen kann und sich trotzdem in diesen jener eben geschilderte dauernde Auf- und Abbau der Stärke während des Spiels der Spaltöffnungen vollzieht. Man gewinnt den Eindruck, daß die in chlorophyllhaltigen Schließzellen gebildeten Assimilate die Bedeutung haben, die Verluste zu ersetzen, die bei der Hin- und Herverwandlung von Kohlehydraten unvermeidlich sind, Verluste, die bei chlorophyllfreien Schließzellen dann auf anderem Wege ausgeglichen werden müssen.

Daß die Oeffnungsweite der Spalte nicht allein von dem osmotischen Wert der Schließzellen, sondern auch von dem Gegendruck der Nachbarzellen abhängt, zeigt eine Beobachtung von LEITGEB[43]): Läßt man Epidermisstücke in Wasser liegen, so sterben allmählich alle Epidermiszellen ab, die Schließzellen aber bleiben lange lebend, und der Spalt öffnet sich unnatürlich weit, obwohl nach STEINBERGER ihr osmotischer Wert dann gering ist (0,1-mol. NaCl). Auch sieht man sofort eine starke Spaltenöffnung, wenn man die Nachbarzellen ansticht und so ihren Gegendruck aufhebt (LINSBAUER). Umgekehrt könnte auch eine Druckzunahme in den Nachbarzellen einen passiven Verschluß des Spaltes herbeiführen. Offenbar muß im stationären Zustande die Saugkraft[44]) der Schließzellen der der Nebenzellen gleich sein (man müßte denn annehmen, daß erstere dauernd stärker transpirieren als ihre Nachbarn). Steigt in ersteren der osmotische Wert, so steigt ihre relative Saugkraft, die sich wegen der großen Dehnbarkeit der Membran als Saugung unter Oeffnung des Spaltes äußert. Das Umgekehrte tritt bei Schließbewegung ein. Wenn sich im oben genannten LEITGEBschen Versuch der Spalt abnorm weit öffnet, so hat das seinen Grund darin, daß hier wegen des Todes der Nachbarzellen die absolute Saugkraft der Schließzellen sich äußern kann. Inwieweit nun unter natürlichen Verhältnissen Regulation des osmotischen Wertes nicht nur der Schließzellen, sondern auch der Nebenzellen eine Rolle spielt, darüber gehen die Meinungen der Autoren weit auseinander. SCHWENDENER[45]), auch STEINBERGER[40]) schreiben den Nachbarzellen keine große, LEITGEB eine sehr große Wirksamkeit zu, DARWIN[46]) vermittelt. HAGEN fand in bestimmten Fällen nicht nur in Schließzellen, sondern auch in Nebenzellen Oel, das den gewöhnlichen Epidermiszellen fehlte, was vielleicht für Aktivität der Nebenzellen spricht[47]).

---

42) KÜMMLER 1922 Jahrb. wiss. Bot. **61** 610.

43) LEITGEB 1886 Mitt. bot. Inst. Graz **1** 123. Während in diesem Fall die Schließzellen widerstandsfähiger als die Epidermiszellen sind, kann nach ILJIN (1922 Jahrb. wiss. Bot. **61** 670, 698) bei sehr starkem Wasserentzug auch das Umgekehrte stattfinden.

44) Ueber Saugkraftmessungen von Schließzellen vgl. URSPRUNG u. BLUM 1918 Ber. Bot. Ges. **36** 577, 599. (Die Forscher finden, daß die Saugkraft der Schließzellen stets größer ist, als die der Nebenzellen und helfen sich mit der Annahme einer „inhomogenen Saugkraft"; vgl. später im 5. Kap.)

45) SCHWENDENER, Anm. 34.

46) DARWIN 1898 Phil. Trans. Bot. **190** 531. Ueber Beeinflussung des Spaltenzustandes vom Turgeszenzgrad der Blattzellen vgl. BACHMANN (S. 80). KÜMMLER (Anm. 42) führt das mangelhafte Funktionieren der Spaltöffnungen über chlorophyllfreien Partien panachierter Blätter bei trockener Luft auf ungünstige Wasserführung in solchen Partien zurück.

47) Methoden zum Nachweis der Oeffnungsweite der Stomata: 1) Kobaltmethode, vorausgesetzt, daß die kutikulare Transpiration vernachlässigt werden darf. 2) Mikroskopische Untersuchung von dicken Schnitten im lebenden Zustande, oder von dünneren Schnitten oder Epidermisstreifen, die in absolutem Alkohol fixiert und in diesem beobachtet werden (LLOYD). 3) Uebergießen des Blattes mit Kollodiumlösung; Abziehen und mikroskopische Betrachtung des Kollodiumhäutchens nach Verdunstung des Aethers. 4) Injektionsmethode: Man setzt kleine Tropfen von Paraffinöl oder Alkohol oder Petroläther auf die spaltöffnungsführende

Die Vergrößerung oder Verkleinerung der Spaltweite könnte im besten Fall proportional dem Radius[48]) der Spalte die Transpiration beeinflussen. Tatsächlich sind die Spaltweitenänderungen stets weniger wirksam[49]). In ruhiger Luft hängt ja der Widerstand, den die Diffusion findet, nicht nur von der Spaltweite ab, sondern auch von der Dampfkuppe, und diese bleibt ungeändert, wenn die Spalten sich etwas verengern oder erweitern. In bewegter Luft aber stellt der Porus nur ein Stück des ganzen auch noch durch Atemhöhle und Interzellularen gegebenen Diffusionssystems vor, und seine Aenderung kann also nicht den weitgehenden Einfluß haben, wie wenn sie allein die Transpiration beeinflußte. Wenn man demnach die Bedeutung der veränderlichen Spaltweite nicht überschätzen darf, so ist doch absolut einwandfrei festgestellt, daß sie die Transpiration reguliert, und vor allem muß betont werden, daß bei völligem Schluß der Stomata die stomatäre Transpiration ausgeschlossen wird und nur die kutikuläre übrig bleibt.

Spaltöffnungsspiel und Außenwelt. Wir betrachten nun die Außenfaktoren, die von maßgebender Bedeutung für das Spiel der Spaltöffnungen sind, und nennen da in erster Linie die Dampfspannung der Atmosphäre. Ein reichlicher Wassergehalt der Luft muß aus physikalischen Gründen die Transpiration hemmen; er bewirkt aber auch ein weites Oeffnen der Schließzellen, und dadurch wird seine rein physikalische Wirkung mehr oder weniger kompensiert. Umgekehrt ist es mit trockener Luft, die zwar verdunstungsfördernd wirkt, aber doch die Transpiration herabsetzen kann, weil sich beim beginnenden Welkwerden die Spaltöffnungen schließen. Das gilt, entgegen anders lautenden Angaben, auch für die Pflanzen feuchter Standorte[50]); allerdings kann es vorkommen, bei allzu raschem Welken, daß die Spalten sich nicht rechtzeitig schließen; in anderen Fällen[51]) findet bei starkem Welken erst eine energische Oeffnung, dann erst Schluß der Spalten statt; in solchen Fällen dürfte die für die Schließbewegung erforderliche Herabregulation des osmotischen Wertes der Schließzellen mit der raschen Veränderung der Außenbedingungen nicht gleichen

---

Fläche. Paraffinöl dringt nur durch sehr weit geöffnete, Alkohol auch durch mittelweit geöffnete, Petroläther auch durch sehr wenig geöffnete Spaltöffnungen ein. Unterbleibt jegliche Injektion des Blattes, so sind die Stomata ganz verschlossen (Molisch 1912 Zeitschr. f. Bot. **4** 106; Stein 1912 Ber. Bot. Ges. **30** 66; Neger 1912 ebenda 179; Dengler ebenda 452; Kamerling 1913 ebenda **31** 483. Kritik bei Stålfelt 1916 Svensk. bot. Tidskr. **10** 37; Weber 1916 Ber. Bot. Ges. **34** 174. 5) Porometer, vgl. oben S. 71. — Je nach dem Bau der Stomata und der Leistungsfähigkeit ihres Mechanismus erhält man recht verschiedene Werte, wenn man bei verschiedenen Versuchspflanzen das Verhältnis der maximalen zu der minimalen mittleren Porenweite der Stomata unter verschiedenen Bedingungen vergleicht. Lloyd erhielt z. B. bei Verbena und anderen Pflanzen durchschnittlich 4,1, Bachmann bei anderen Pflanzen nur 1,5. Aus Porometerzeiten, die Darwin bei Kirschlorbeer, Kapuzinerkresse u. a. beobachtete, berechnet Bachmann das Verhältnis 3,1 bei diesen Pflanzen, während Darwin zu einem weit größeren Werte kam, da er die Spaltenweiten nicht der vierten, sondern der Quadratwurzel aus dem reziproken Wert der Porometerzeiten proportional setzte (Bachmann l. c.).

48) Brown und Escombe führen aus, daß man den elliptischen Porus zuerst in einen flächengleichen Kreis zu verwandeln hat, dessen Radius dann für die Transpiration maßgebend ist.

49) Renner 1910 Flora **100** 451. Livingston u. Estabrook 1912 Bull. Torrey Cl. **39** 15.

50) Linsbauer 1917 Flora **109** 100.

51) Darwin l. c. Laidlaw u. Knight 1916 Ann. of Bot. **30** 47.

Schritt halten können[52]). In anderen Fällen handelt es sich darum, daß die Nebenzellen absterben und nun die Schließzellen ihre absolute Saugkraft äußern. Interessant sind hier zumal neue Beobachtungen Iljins: Mäßiger Wasserverlust löst Stärkebildung in den Schließzellen und Schluß der Stomata aus; überschreitet der Wasserverlust aber gewisse Grenzen, so hört die Bildung von Stärke aus dem Schließzellenzucker auf, und die schon gebildete Stärke zerfällt in noch unbekannte Produkte; der Spaltöffnungsapparat wird so schließlich irreparabel geschädigt. Uebrigens vertragen die verschiedenen Pflanzen einen verschieden starken Wasserverlust ohne Schädigung der Stomata. — Halbparasiten (Kap. 14) sollen nach Kamerling beim Welken die Spalten nicht schließen und so energische Saugkräfte auf ihren Wirt ausüben[53]). Noch mehr als eine feuchte Atmosphäre muß natürlich die Benetzung mit Wasser auf eine weitgehende Oeffnung der Stomata hinwirken. Damit stimmt der Erfolg in einem Versuch Wiesners[54]), der nach Eintauchen der Blätter in Wasser bedeutende Transpirationssteigerung fand. Unter Umständen kann auch der entgegengesetzte Erfolg eintreten[55]). Steinberger (l. c.) fand, daß die Schließzellen mancher Pflanzen auf übermäßige Wasserzufuhr mit Senkung des osmotischen Wertes unter Stärkebildung antworten. Vielleicht ist hierbei Sauerstoffmangel beteiligt (vgl. auch Iljin l. c.).

Auf das Licht[56]) reagieren die Spaltöffnungen derart, daß mit dem Einsetzen stärkerer Beleuchtung ein weiteres Oeffnen der Spalten eintritt. Damit ist dann natürlich die Gefahr einer zu großen Wasserdampfabgabe gegeben, da auch rein physikalisch das Licht die Verdunstung befördert. In vielen Fällen kann aber dem Schlaffwerden der Blätter dadurch vorgebeugt werden, daß beim ersten Welken trotz direkter Besonnung ein Schließen der Stomata erfolgt. Nach Linsbauer bewirkt allzu intensives Licht wiederum Schluß der Spalten bei Schattenpflanzen; die Stomata der Heidelbeere schließen sich bereits bei niedrigerer Intensität als die der Preißelbeere[57]). Bei Verdunkelung hat man meistens Spaltenschluß konstatiert. — Besonders wichtig ist, daß diese Reaktionen auch bei denjenigen Spaltöffnungen erfolgen, die kein Chlorophyll in ihren Schließzellen führen. Das Licht öffnet also den Spalt nicht etwa dadurch, daß es die Kohlensäureassimilation ermöglicht, vielmehr übt es einen „Reiz" aus und veranlaßt so Ueberführung der Schließzellenstärke in Zucker; Dunkelheit hat den Gegenreiz zur Folge. — Was chemische Beeinflussung angeht, so sind oben die wichtigsten Erfahrungen über Salzwirkung schon mitgeteilt; während es wohl zweifelhaft ist, ob solche Wirkungen in natura eine sehr große Rolle spielen, ist die wichtige Linsbauersche Beobachtung, daß Kohlensäureentzug auf Oeffnung, Kohlensäure-

52) Iljin 1915 Beih. Bot. Cbl. **32** I 15. Nach Steinberger (l. c.) schließen Schwimmblätter ihre Spaltöffnungen nur langsam.

53) Kamerling 1914 Ber. Bot. Ges. **32** 18.

54) Wiesner 1882 Sitzungsber. Wien **86**.

55) Kohl 1886 Die Transpiration der Pflanzen etc. Braunschweig.

56) Linsbauer zit. unter 50. Gray u. Peirce 1919 Am. Journ. Bot. **6** 131.

57) Auf die noch nicht spruchreife Frage nach der Wirkung von monochromatischem Licht auf die Spaltöffnungen kommen wir später zu sprechen (vgl. Iwanoff zit. S. 67). Beachtenswerte Angaben über die Schnelligkeit der Reaktion bei Lichtschwankungen (Oxalis) bei Stålfelt 1921 Medd. f. Stat. Skogs Förs. **18** 221.

ansammlung auf Schluß hinarbeitet, gewiß auch von biologischer Bedeutung. Auch den Einfluß von Temperaturänderungen auf die Spaltweite hat man studiert. Wir gehen auf diese Studien nicht ein[58]). Begreiflicherweise verhalten sich oft die Spaltöffnungen auf den beiden Seiten eines Blattes verschieden, da sie sich in verschiedenen Bedingungen befinden. So können die oberen, als die mehr exponierten, geschlossen, die unteren offen sein, weil auf der Blattunterseite das Dampfdruckdefizit geringer ist. Sehr beachtenswert ist es aber, daß beiderlei Spaltöffnungen auch unter gleichen Außenbedingungen verschieden reagieren können, also innerlich spezifisch verschieden sind in ihrem Verhalten gegen die Außenwelt[59]).

Tägliche Periode der Spaltenweite. Nach alledem ist es begreiflich, daß wir an den natürlichen Standorten der Pflanzen eine tägliche Periodizität[60]) in der Oeffnungsweite der Stomata finden. Nachdem im allgemeinen nachts die Spalten mehr oder minder geschlossen waren, pflegen sie sich morgens rasch zu öffnen; zu welcher Zeit sich das Maximum der Oeffnungsweite zeigt, hängt ganz von den Pflanzen, der Witterung, dem Standort, also auch von der Jahreszeit ab. Im allgemeinen setzt um Mittag, an heißen Orten oder trockenen Tagen schon früher, wieder Schließbewegung ein. Manchmal findet nachmittags wieder eine leichte Oeffnung statt, dann erfolgt wieder Schließbewegung. Das Minimum der Spaltenweite wird vielfach für Mitternacht angegeben.

Genauere Untersuchungen zeigen dann erst, wie fein der Apparat reagiert. Bei jeder kurzen, etwa durch einen Regenschauer bedingten Verdunkelung wird Schließbewegung ausgelöst; an Tagen, an denen der Himmel bedeckt ist, öffnen sich die Spalten viel weniger weit als an sonnigen Tagen, vorausgesetzt, daß an solchen das Dampfdruckdefizit, das seinerseits auf Schluß hinarbeitet, nicht zu groß ist, usw. Auffallende Abweichungen von diesem allgemeinen Gang werden für manche Pflanzen — seit Leitgeb — angegeben, bei denen auch nachts die Spalten weit geöffnet sind (z. B. Orchideen, Kartoffel), sei es aus spezifischen Gründen, sei es infolge von großer Feuchtigkeit, Temperatureinflüssen o. ä.

Sehr genaue Angaben auf diesem Gebiet verdanken wir z. B. Steinberger[61]), die zumal an Hölzern den täglichen Gang der Spaltöffnungsweite unter Kontrollierung des osmotischen Wertes der Schließzellen ermittelte, sodann Bachmann[62]), der in äußerst feinen Untersuchungen feststellte, daß bei seinen Versuchsobjekten sich das Minimum der Spaltenweite schon um 6 Uhr nachmittags zeigte. Dann setzte eine die ganze Nacht überdauernde, sehr langsame, morgens früh aber eine sehr lebhafte Oeffnungsbewegung ein, die bis gegen Mittag andauerte; bis zum Spätnachmittag fiel dann die Spaltenweite steil ab, worauf das Spiel von neuem begann.

Der jeweilige Gang der Spaltenweite zeigte sich im allgemeinen abhängig vom Gang des Dampfdruckdefizits und der davon abhängigen Turgeszenz des Blattes, indem Turgorsenkung des Blattgewebes auf Schluß, Turgorsteigerung auf Oeffnen hinarbeitete. In denjenigen Tageszeiten aber, in welchen das nicht zutrifft, vielmehr trotz sinkender Turgeszenz des Blattgewebes die Stomata sich öffnen, z. B. am Vormittag, wird der Einfluß der sinkenden Turgeszenz des Blattes auf die Spaltenweite durch die direkte Beeinflussung der Spaltöffnungsapparate durch das Licht durchkreuzt und aufgehoben.

---

58) Ueber Schluß der Spaltöffnungen durch Erschütterung vgl. Knight, s. Anm. 23. Ueber anomale Reaktionen an Spaltöffnungen abgeschnittener Sprosse: Burgerstein 1920 Verh. Oesterr. Bot.-zool. Ges. **17** 130.

59) Ruhland 1915 Jahrb. wiss Bot. **55** 481.

60) Lloyd 1908 l. c. Livingston u. Estabrook 1912 Bull. Torrey Club. **19**. Gray u. Peirce s. unter 56. Wiggans s. unter 39. Loftfield 1921 Carnegie Inst. Washington. Vgl. auch Meyer u. Déléano 1911 Zeitschr. f. Bot. **3** 657.

61) Steinberger s. unter 40.

62) Bachmann s. unter 10.

Unser Autor führt also den Gang der Kurve der täglichen Periodizität des Spaltenzustandes einmal auf eine indirekte Beeinflussung der Stomata durch das Dampfdruckdefizit, von dem die Turgeszenz des Blattes abhängt, sodann auf direkte Beeinflussung durch andere Faktoren — Licht — zurück[63]).

Relative Transpiration. Nachdem wir das Spiel der Spaltöffnungen kennen gelernt haben, wenden wir uns nochmals dem Begriff der relativen Transpiration, d. h. dem Verhältnis der absoluten Transpiration eines Pflanzenteils zu der Evaporation einer damit vergleichbaren Wasserfläche oder eines Atmometers zu.

Wir finden, daß diese relative Transpiration stark mit den Lebensbedingungen wechselt, sich hebt oder senkt, was auf einen regulatorischen Vorgang im Pflanzenkörper schließen läßt, und es kann gar nicht bezweifelt werden, daß in erster Linie das Spiel der Stomata es ist, das hier regulierend eingreift. Wenn z. B. früh morgens die relative Transpiration zuzunehmen pflegt, so liegt das daran, daß sich die Weite der Spalten unter dem Einfluß der zunehmenden Belichtung vergrößert. Um ein weiteres Belegbeispiel dafür zu nennen: Steinberger[64]) fand, daß der Gang der relativen Transpiration, wie er von Livingston beschrieben wird, sich deckt mit dem Gang des osmotischen Wertes in den Schließzellen.

Dagegen gibt es auch eine ganze Zahl gewichtiger Angaben, daß die relative Transpiration nicht immer dem Spiel der Spaltöffnungen konkordant geht[65]). So sinkt sie z. B. mittags, ehe die Spaltöffnungen ihre Schließbewegung eingeleitet haben[66]) und dafür bietet sich ungezwungen die folgende Erklärung: eine Regulation der Transpiration muß auch dadurch erfolgen, daß bei nicht hinreichend starkem Wassernachschub und sehr lebhafter Transpiration die Zellsäfte und die mit diesem in Gleichgewicht stehenden Wände der an die Interzellularen angrenzenden Zellen wasserärmer werden, dadurch wird ihr Dampfdruck geringer und die Wasserdampfabgabe auch[67]). Dieser Vorgang muß die atmometrisch festgestellte relative Transpiration auch ohne Aenderung der Spaltenweite herabsetzen, denn ein Atmometer hat eine poröse, aber keine quellbare Wand. Die Amerikaner nennen diesen Vorgang „incipient drying", und ob dies oder ob Regulation der Spaltenweite wichtiger ist für die relative Transpiration, darüber haben sich viele Gelehrte gestritten[68]). Im allgemeinen wird wohl Bachmann[69]) das Richtige treffen, wenn er sagt, daß dann, wenn bei einer Pflanze das Verhältnis

63) Ueber Abhängigkeit des Spaltenzustandes vom Turgeszenzgrad des Blattes vgl. auch Darwin 1912 Ref. in Zeitschr. f. Bot. **4** 142.

64) Steinberger l. c. Bachmann (S. 67) führt aus, daß, wenn man die Spaltenweite der 4. Wurzel aus dem reziproken Wert der Porometerzeiten proportional setzt, man sehr gut aufeinander passende Werte für das Verhältnis Maximum zu Minimum der Spaltenweite und das Verhältnis der relativen Transpirationsgröße bei maximaler zu der bei minimaler Spaltenweite.

65) Vgl. u. a. Münscher 1915 Am. Journ. Bot. **2** 487; Shreve 1914 Publ. Carnegie Inst. Washington No. 194; Knight 1917 Ann. of Bot. **31** 221.

66) Livingston, Brown 1912 Bot. Gaz. **53** 309.

67) U. a. Ruhland 1915 zit. unter 59. Rippel 1919 Beih. Bot. Cbl. **36** (I) 187.

68) Livingston u. Brown 1912 Bot. Gaz. **53** 309. Vgl. zumal Renners scharfsinnige Kritik. 1915 Jahrb. wiss. Bot. **56** 641 Anm. (In den Fällen, in denen die kutikulare Transpiration nicht vernachlässigt werden darf, muß natürlich auch in den Schichten der kutikulabedeckten, transpirierenden Außenzellwände ein steiles Dampfdruckgefälle bei mangelhaftem Wassernachschub sich bilden, und die relative Transpiration sich senken.)

69) Zit. unter 10. Vgl. auch über den Gang der Transpiration im Walde und an offenen Standorten: Cribbs 1919 Bot. Gaz. **68** 262; 1921 **71** 289.

des Maximums zum Minimum der Spaltenweite recht groß und umgekehrt das Verhältnis des Maximums zum Minimum des Dampfdruckdefizits an dem betreffenden Standort recht klein ist, das Spiel der Stomata ausschlaggebend sein wird, im umgekehrten Fall aber die Bedeutung des incipient drying gesteigert werden dürfte[70]). Auch muß die spezifisch verschiedene Reaktion der Spaltöffnungen von Bedeutung sein: Reagieren diese mehr auf Feuchtigkeitsschwankungen als auf Licht, so werden wesentlich sie die relative Transpiration beeinflussen, andernfalls aber wird das incipient drying als regulierendes Moment in den Vordergrund treten[71]).

Nach alledem kann kein Zweifel bestehen, daß die Pflanze in den Spaltöffnungen wichtige Regulierungsapparate für die Transpiration besitzt, die namentlich dann ihre Aufgabe vortrefflich erfüllen, wenn die äußeren Bedingungen der Wasseraufnahme und -abgabe annähernd optimale sind, d. h. sich nicht denjenigen Extremen nähern, die pflanzliches Leben überhaupt nicht mehr gestatten. Wollte man versuchen, eine unserer landwirtschaftlichen Kulturpflanzen, Getreide oder Tabak, unter den Bedingungen zu kultivieren, die wir in der Wüste oder in der dunstgesättigten Luft des tropischen Regenwaldes antreffen, so würde ein solcher Versuch fehlschlagen. Dementsprechend zeigt auch die Untersuchung der Pflanzen, die in der Natur solche extreme Standorte bewohnen, eine Menge von Einrichtungen, die in einem Fall die Transpiration auf das äußerste Maß einschränken, im anderen möglichst fördern müssen[72]).

Die Pflanzen trockener Standorte, die Einschränkungen in der Transpiration aufweisen, nennt man Xerophyten[73]), die in feuchter Umgebung gedeihenden dagegen Hygrophyten; zwischen ihnen stehen die sogenannten Mesophyten, die typischen Landpflanzen, zu denen z. B. unsere Kulturpflanzen gehören. Wenn wir bisher in erster Linie die Verhältnisse der Mesophyten im Auge hatten und nur gelegentlich auf die beiden anderen ökologischen Gruppen hinwiesen, so wollen wir nun kurz auch auf Xero- und Hygrophyten eingehen.

Xerophyten. Eine Einschränkung der Transpiration, die stets durch physiologische Versuche festgestellt werden muß, nicht lediglich aus morphologischen Merkmalen erschlossen werden kann[74]), erfolgt bei Xerophyten zunächst durch besondere Stellung und Form

70) Manchmal kann eine vorübergehende Heraufsetzung der relativen Transpiration vielleicht damit erklärt werden, daß in den Leitbündeln der Blätter bis dahin zusammenhängende, gespannte Wasserfäden reißen; die Saugkraft der Blattzellen kann sich dann als Saugung geltend machen, sie werden wasserreicher und werden infolge der dadurch bedingten Heraufsetzung ihres Dampfdruckes stärker transpirieren. (Bakke 1914 Journ. of Ecol. **2** 148; Bakke u. Livingston 1916 Phys. Res. 1912.)

71) Knight (1917 Ann. of Bot. **31** 351) weist darauf hin, daß die Evaporation eines Atmometers oder einer freien Wasserfläche und die Transpiration eines Pflanzenteiles immer nur bei derselben Windstärke verglichen werden dürfen, da wir bei verschiedenen Windgeschwindigkeiten auch ohne innere Regulationen bei der Pflanze ganz verschiedene Verhältniswerte bekommen würden, und Sierp und Noack (Anm. 17) kommen zu ganz demselben Ergebnis, daß sich Evaporation des Atmometers und Transpiration der Pflanze bei einem Wechsel der Außenbedingungen im allgemeinen und der Windgeschwindigkeiten im besonderen in verschiedener Weise ändern können.

72) Haberlandt 1918 Physiologische Pflanzenanatomie. 5. Aufl. Schimper 1898 Pflanzengeographie auf biol. Grundlage. Jena. Stahl 1893 Ann. Buitenzorg **11** 98; 1896 Ann. Buitenzorg **13** 137.

73) Vgl. dazu Renner 1915 Hdwb. d. Naturwissensch. **10** 664.

74) Kamerling 1914 Flora **6** 433.

der Blätter. Ihre flächenförmige Ausbreitung begünstigt die Transpiration zu sehr, besonders wenn die ganze Blattfläche der Einwirkung der Sonne ausgesetzt ist. Dementsprechend kennt man Pflanzen, die der starken Bestrahlung dadurch ausweichen, daß sie ihre Blattflächen vertikal richten [Kompaßpflanzen [75]), Eucalyptus etc.] und vor allen Dingen auch solche, die imstande sind, den Blattflächen je nach Bedürfnis eine verschiedene Lage zum einfallenden Licht zu geben. Noch energischer wirkt natürlich eine Oberflächenverkleinerung, wie sie durch Einrollung eines flächenförmig angelegten Blattes [76]) oder durch Vermeidung der Flächenform, Annäherung an die Kugelgestalt [Kakteen [77]) Euphorbiaceen etc.] erzielt werden kann. Die letztgenannten Pflanzen, die man auch Sukkulenten [78]) nennt, können dank ihrer fleischigen Beschaffenheit im Blatt, Stamm oder Wurzel einen Wasserspeicher ausbilden, der sich in Zeiten des Ueberflusses reichlich mit Wasser füllt und der dann mehr als 1 Jahr Wasser für die Transpiration liefern kann ohne Neuaufnahme aus dem Boden. Wir hörten schon, daß die Kakteen ein oberflächlich verlaufendes Wurzelsystem besitzen, mit dem sie Regenwasser im Moment, wo es auf die Erde fällt, aufnehmen; hohe osmotische Werte zur Aufnahme fester gebundenen Wassers fehlen hier im Gegensatz zu anderen Xerophyten, wo hohe osmotische Werte bei starkem Sättigungsdefizit der Zellen gewaltige Saugkräfte entwickeln können (Fitting). Dementsprechend sind die meisten dieser Sukkulenten in Gegenden zu finden, wo eine regelmäßig wiederkehrende Regenperiode existiert; an ganz trockenen Orten, vor allem in der Wüste, die eventuell jahrelang ohne Regen bleibt, fehlen sie meist [79]). — Bei Sukkulenten kann also ein Transpirationsschutz nur durch Oberflächenverminderung, nicht aber durch die Struktur der Oberhaut der Blätter erzielt werden. Wo es sich freilich nicht um Blätter oder blätterersetzende Stämme handelt, da sehen wir bei Xerophyten die weitestgehende Transpirationseinschränkung eintreten, die möglich ist, nämlich Korkbildung. Als Beispiel wollen wir vor allem auf die Knolle von Dioscorea elephantipes hinweisen, die mit Korkplatten gepanzert ist [80]).

Neben der Gestalt und Lage der Blätter spielt aber in anderen Fällen namentlich die Ausbildung der Blattepidermis, ihre Kutikularisierung [81]), Behaarung [81]), ihre Stomata eine große Rolle. Die Be-

75) Karsten 1918 Flora **111/112** 48.

76) Thoday 1921 Ann. of Bot. **35** 585.

77) Stahl 1920 Naturw. Wochenschr. N. F. **19** 721.

78) Ruhland bezeichnet, um den Begriff Sukkulenz zahlenmäßig fassen zu können, als „Grad der Sukkulenz" den auf 1 qcm Oberfläche entfallenden Wassergehalt; beim Buchweizen beträgt er z. B. 1,3, bei dem wirklich sukkulenten Aeonium 20,3 usf. Vgl. auch Delf 1912 Ann. of Bot. **26** 410. — Nach Mac Dougal und Mitarbeitern (1919 Bot. Gaz. **67** 405) soll die chemische Grundlage der Sukkulenz in einer durch Wasserentzug bedingten Umwandlung von wenig quellungsfähigen Hexosepolysacchariden in stark quellbare Pentosane beruhen. Dieser chemische Unterschied bedingt weitere Unterschiede in der Quellbarkeit; sukkulente Gewebe quellen stärker in alkalischen, nicht sukkulente stärker in sauren Medien. Näheres im Original; dort auch weitere Literatur (dazu Walter zit. S. 23).

79) Mac Dougal 1912 Ann. of Bot. **26** 71. Marloth, Das Kapland. Wiss. Ergebnisse d. Tiefsee-Exped. Valdivia **2** 3. Jena. Ueber die Frage der Aufnahme von Wasser durch oberirdische Teile von Sukkulenten Schönland 1910 Trans. Roy. Soc. S. Afr. I 395, und Marloth ebenda 429.

80) Ueber den Bau von Crassulaceen auch Reiche 1921 Flora **114** 249.

81) Wiegand 1910 Bot. Gaz. **49** 430. Häufig trifft man bei Xerophyten Verschleimung der Epidermisinnenwände, die infolgedessen beim Welken mehr Wasser abgeben, als andere Wände und dann dem Wasserstrom von innen nach

wohner trockener Standorte haben meist eine dicke Kutikula, deren Wirkung noch weiter gesteigert werden kann, wenn Wachs auf ihr und in ihr zur Ablagerung gelangt, also wenn die Imbibitionsfähigkeit der mit der Luft in direkter Berührung stehenden Teile der Pflanze verringert wird. Solche starke Kutikula dient auch rein mechanisch als wirksames Hautskelet; auch durch den Besitz kräftiger innerer mechanischer Gewebesysteme sind Xerophyten häufig ausgezeichnet, was begreiflich ist, da ihr Turgor oft behufs Gewinnung genügender Saugkräfte starke Depression zeigt und so als mechanisch wirksames Moment versagt (Höfler, S. 57 Anm. 43). Auch die Ausbildung von lufterfüllten Haaren kann als wirksamer Transpirationsschutz dienen, da ein solches Haarkleid die Bewegungen der atmosphärischen Luft von der Pflanze abhält, einen „windstillen Raum" an ihrer Oberfläche schafft. Doch auch bei Windstille wird es sich wirksam erweisen, weil es das Diffusionsgefälle verkleinern muß. Häufig wird durch Verringerung der Zahl der Stomata die Transpiration eingeschränkt, und dazu kommt nicht selten ein besonderer Bau dieser Apparate. Allerdings ist nicht nur der Bau, sondern auch die Reaktionsweise der Stomata von Bedeutung: Die Blätter der Preißelbeere sind xeromorpher als die der Heidelbeere; die Stomata der ersteren sind aber unter gleichen Bedingungen weiter geöffnet, wodurch ein gewisser Ausgleich herbeigeführt wird[82]). Besonders häufig sehen wir die Schließzellen *auf dem Grunde* von Kanälen, die geradlinig oder gewunden die Epidermis durchsetzen und die in ihrer Längsausdehnung gleichweit oder mit Verengerungen versehen sein können. Und so wie die einzelne Spaltöffnung, so kann auch eine Gruppe von Spaltöffnungen in Rinnen oder Krypten *eingesenkt* sein. Alle diese Einrichtungen wirken, wie namentlich Renner[83]) gezeigt hat, aus dem Grunde transpirationshemmend, weil die Entfernung zwischen dampfgesättigter Innenluft und trockener Außenluft vergrößert, das Diffusionsgefälle also verringert wird; und es ist besonders zu betonen, daß nicht nur im Wind, sondern auch bei unbewegter Luft die Einsenkung in diesem Sinne wirkt; auch geht in all diesen Fällen die Wasserverdampfung der Fläche, nicht dem Durchmesser des Kanals proportional. — In manchen Fällen sehen wir ein anderes Prinzip zur Verringerung des Diffusionsgefälles verwendet: die Atemhöhle wird kutikularisiert, die dampfgesättigte Luft also auf der Innenseite der Spalte weiter zurückgedrängt[84]).

Xerophytenstruktur treffen wir außerdem bei anderen Pflanzengenossenschaften, bei den Epiphyten (S. 63); diese Pflanzen, die *auf* anderen wachsen, ohne in sie einzudringen, müssen selbst in regenreichen Tropen, wo sie ihre Hauptentwicklung haben, während der Trockenzeiten einen Transpirationsschutz haben[85]).

außen einen hohen Filtrationswiderstand entgegensetzen. Die Epidermis welkt so stärker als wenn sie mittels einer dünnen Wand an das unter ihr liegende Parenchym grenzen würde und so wirkt die genannte Verschleimung transpirationseinschränkend bei erschwerter Wasserzufuhr. Renner 1915 Jahrb. wiss. Bot. **56** 646. Ebenso wirkt Schleim in der Vakuole der Epidermiszellen. Vgl. auch Walter zit. S. 23. Ueber anderweitige Funktionen der Schleimbildung bei Samen von Wüstenpflanzen vgl. Murbeck 1921 ref. in Naturw Wochenschr. **20** 220.

82) Nach Boysen-Jensen; vgl. Montfort 1918 Zeitschr. f. Bot. **10** 272.

83) Renner 1910 Flora **100** 451. Ueber die Zahl der Stomata von Xerophyten s. auch Maximow (S. 85).

84) Montfort 1918 Zeitschr. f. Bot. **10** 257.

85) Karsten 1913 Epiphyten, im Hdwb. d. Naturwissensch. **3** 673.

„Pseudoxerophyten". Nun gibt es aber eine ganze Zahl von Pflanzen, von denen man auf Grund ihrer Sukkulenz oder auch anderer Gestaltungsmerkmale annehmen sollte, daß sie Xerophyten sind, die wir aber, da sie ebenso stark oder auch noch stärker transpirieren als dünnblätterige, nach unserer obigen Definition nicht zu den Xerophyten rechnen dürfen. Man hat auch vorgeschlagen, sie „Peudoxerophyten"[86]) zu nennen. Hierher gehört von einheimischen Gewächsen u. a. der bekannte Mauerpfeffer. Freilich müßte, wie Renner betont, noch untersucht werden, ob solche Pflanzen nicht vielleicht doch unter bestimmten Bedingungen durch besonders hermetischen Verschluß ihrer Stomata die Transpiration einschränken können.

Nach Maximow (1923 Jahrb. wiss. Bot. **62** 128) soll für alle Xerophyten, — vielleicht mit Ausnahme der Kakteen und ähnlicher Formen — nicht die Einschränkung der Transpiration, sondern die Dürreresistenz, d. h. Fähigkeit, starkes Welken dauernd zu ertragen, charakteristisch sein; er schließt das aus Transpirationsversuchen, bei denen abgeschnittene und in Wasser gestellte Sprosse von Xerophyten aus der armenischen Halbwüste im Schatten, also jedenfalls nicht unter extremen Bedingungen und nicht bei erschwerter Wasserzufuhr, stärker transpirierten als Mesophyten unter gleichen Bedingungen. Soviel ich sehe, kann daraus nur geschlossen werden, daß unter den gekennzeichneten Bedingungen, aber nur unter diesen, die transpirationseinschränkende Wirkung der verdickten Kutikula, des Haarkleides usw. der Xerophyten überkompensiert werden kann durch die Wirkung der, wie Maximow behauptet, bei Xerophyten zahlreichen und während der Versuche offenen Stomata. — Auf die beachtenswerten Angaben über den Transpirationskoeffizienten (water requirement der amerikanischen Forscher), d. h. das Verhältnis des in der Vegetationsperiode transpirierten Wassers zu der gebildeten Trockensubstanz kann nur hingewiesen werden.

Halophyten. Ganz zweifellos nicht xerophytisch sind aber trotz ihrer Sukkulenz die Salzpflanzen[87]), „Halophyten", wie wir sie z. B. an den Küsten unserer Wattenmeere antreffen, da ihnen sehr starke Wasserdurchströmung eigen ist, und (entgegen früheren Meinungen) auch ihre Spaltöffnungen normal funktionieren, sich bei hellem Wetter öffnen und bestenfalls eine etwas stärkere Neigung zu Schließbewegungen haben als die anderer Pflanzen.

Während man früher mit Schimper (1898 Pflanzengeographie) annahm, daß die Sukkulenz der Halophyten ein Mittel sei, um die Transpiration einzuschränken und so eine schädliche Anhäufung von Salzen in den Pflanzen zu verhindern, daß also, wie das Schlagwort hieß, der Boden „physiologisch trocken" sei, ist man[88]) heute zu einer durch die ersten Arbeiten Schimpers 1891 (Indomalayische Strandflora) über diese Fragen gestützten Anschauung zurückgekehrt, daß die Halophyten Pflanzen sind, die im Gegensatz zu anderen auf salzreichen Standorten wachsen können und befähigt sind, ohne Schaden so viel Salz aufzunehmen, daß sie die behufs Aufnahme des Wassers aus dem salzreichen Boden nötigen osmotischen Werte in ihren Zellsäften erreichen, — womit nicht behauptet sein soll, daß die erforderlichen Saugkräfte bei allen Halophyten ausschließlich durch Salzaufnahme geschaffen werden. Ob die durch die Salzaufnahme bedingte Sukkulenz noch einen anderen Sinn hat, etwa irgendwie mit einer durch starke Welkfähigkeit bedingten besonders großen Regulationsfähigkeit der Saugkraft zusammenhängt, bleibt noch zu entscheiden.

86) Kamerling zit. in Anm. 74.
87) Delf 1911 Ann. of Bot. **25** 485.
88) Montfort 1922 Zeitschr. f. Bot. **14** 97.

Wenn[89]) unbeschadet der Richtigkeit obiger Ausführungen Exemplare einer „halophilen", d. h. reichliche Salzzufuhr vertragenden Spezies, die ohne Salz gezüchtet werden, stärker transpirieren als solche, denen reichlich Salz zugeführt wird, so liegt das, abgesehen von stomatären Beeinflussungen, daran, daß die letzteren wegen des geringeren Dampfdruckes ihrer salzreichen Zellsäfte, aus rein physikalischen Gründen also, an dieselbe Atmosphäre weniger Wasserdampf abgeben, ein Erfolg, der auch ohne jegliches Sukkulentwerden erzielt würde.

Durch lebhafte Transpiration sind ferner ausgezeichnet die **Mangrovepflanzen** trotz xeromorpher Ausbildung ihrer Blätter[90]).

Hochmoorpflanzen. Auch gewisse Hochmoorpflanzen[91]) hielt man früher für typische Xerophyten, bei denen die schwache Wasserdurchströmung verhindern sollte, daß die sauren oder sonst giftigen Bestandteile des Hochmoorwassers sich im Pflanzenkörper ansammeln. Tatsächlich sind aber die Hochmoorpflanzen, die keineswegs durchweg xeromorph sind, dadurch vor anderen Pflanzen ausgezeichnet, daß sie in für diese Pflanzen schädlichem Hochmoorwasser ihre Wasserbilanz aufrecht halten können. Der xeromorphe Bau vieler Ericaceen könnte auch dadurch erklärt werden, daß sie wintergrün sind und im Winter der Boden tatsächlich physiologisch trocken ist[92]), oder daß die Pflanzen nicht tief wurzeln und dadurch bei Senkung des Wassers im Boden die Wasserversorgung temporär gefährdet wird[93]). Vielleicht kann es sich auch zum Teil um xeromorphe Strukturen handeln die als Relikte aus der Eiszeit zu betrachten sind[94]).

Hygrophyten. Bei den Hygrophyten, die Orte mit großer Luftfeuchtigkeit bewohnen, finden wir Einrichtungen zur Förderung der Transpiration. Als solche sind beschrieben worden: Gestalt und Lage der Blätter, die rasches Ablaufen flüssigen Wassers, rasche Trockenlegung der Spreite bedingen; Auftreten von gefärbtem Zellsaft und damit starker Erwärmung der betreffenden Zellen; dünne, leicht permeable Kutikula; Oberflächenvergrößerung der Epidermis; Herauslegen der Schließzellen an möglichst exponierte Stellen u. a. m.

Von größter Wichtigkeit für die Pflanze ist auch ihre Fähigkeit, die genannten, transpirationsfördernden oder hemmenden Einrichtungen je nach äußeren Umständen erheblich modifizieren zu können[95]). Es besteht freilich nur innerhalb gewisser Grenzen für die Pflanze die Möglichkeit, bei ihrer Entwicklung sich verschiedenen Daseinsbedingungen anzupassen.

Nutzen der Transpiration. Wir untersuchen nun noch, ob die starke Wasserdampfabgabe gewisser Pflanzen für ihr Gedeihen notwendig oder nützlich ist, da doch andere Pflanzen, die untergetauchten Wasserpflanzen, ohne Transpiration auskommen können. Diese Frage

---

89) Vgl. Ruhland 1915 Jahrb. wiss. Bot. **55** 409.
90) v. Faber 1912 Ber. Bot. Ges. **31** 277; 1923 **41** 227.
91) Montfort zit. unter 88.
92) Gates 1914 Bot. Gaz. **57** 445.
93) Bergman 1920 Ann. of Bot. **34** 13. — Ueber den Versuch, die Xeromorphie mit langsamer Beweglichkeit des Wassers im kolloidalen Humus zu erklären, vgl. Sv. Oden 1919 Kolloidchem. Beih. **11** 75.
94) Vgl. dazu Stocker 1923 Zeitschr. f. Bot. **15** 1.
95) Blätter welken unter Umständen am Waldesboden zur Sommerszeit leicht, weil zur Zeit ihrer Entwicklung im Frühjahr bei hohem Feuchtigkeitsgehalt von Boden und Luft die Ausbildung xeromorpher Strukturen unterblieb (Cribbs 1921 Gaz. **71** 289.

ist nicht von allen Forschern gleich beantwortet worden, indem die einen die Transpiration für ein notwendiges Uebel[96]), die anderen für eine unentbehrliche Lebensäußerung hielten. Die Erfahrung hat uns nun darüber belehrt, daß auf dem Gebiete der Physiologie nichts fehlerhafter ist als Verallgemeinerungen, denn in mehr als einer Beziehung sind Differenzen in bezug auf die fundamentalsten Lebensbedingungen bei Organismen festgestellt worden, denen man äußerlich diese verschiedenen Ansprüche nicht ansehen kann; ohne späteren Erörterungen vorzugreifen, sei hier auf gewisse niedere Pflanzen aufmerksam gemacht, deren Existenzbedingung ein sauerstofffreies Medium bildet, die sich also in scharfen Gegensatz zu den gewöhnlichen sauerstoffbedürftigen Organismen stellen. Es wäre also verkehrt, wenn man aus der Tatsache, daß einzelne Pflanzen ohne Transpiration existieren können, den Schluß ziehen wollte, die Transpiration sei für alle unnötig. Eines ist ja klar: die Transpiration läßt sich bei der ganzen Struktur der Landpflanzen nicht vermeiden, denn mit ihrem Aufhören würde auch die Aufnahme und Abgabe anderer Gase von seiten der Pflanzen unmöglich werden, und damit hörte die Existenzfähigkeit der Pflanze auf. Die Pflanzen trockener Klimate zeigen uns nun, wie weit eine solche Einschränkung des Gaswechsels gehen kann. Wenn wir aber bei der Mehrzahl der Pflanzen solche Schutzmittel gegen Transpiration nicht finden, so dürfen wir nicht daraus schließen, daß es diesen Pflanzen nicht möglich gewesen wäre, sie auszubilden, vielmehr, daß sie sie nicht nötig hatten. Und wenn wir schließlich Pflanzen finden, die Vorrichtungen treffen, ihre Transpiration zu steigern, so legt uns das doch den Gedanken nahe, die Transpiration als einen nützlichen Vorgang zu betrachten. In der Tat lassen sich Gründe zugunsten dieser Auffassung anführen. Es kann nämlich keinem Zweifel unterliegen, daß die Transpiration ein wichtiges Mittel liefert, die Bodensalze, deren Bedeutung noch zu besprechen sein wird, in größerer Menge aufzunehmen; diese Salze bieten sich den Wurzeln in sehr starker Verdünnung, und wenn sie allein auf dem Wege der Diffusion den höchsten Zweigen eines Baumes zugeführt werden sollten, so würde das eine sehr große Zeit in Anspruch nehmen[97]). Tatsächlich aber sehen wir die Salzlösungen in besonderen Leitungsbahnen sich bewegen und bis zu den Zellen der Blätter vordringen. Dort erfolgt dann durch die Verdunstung eine Konzentrierung und Ansammlung des Salzes. Daneben darf eine andere Wirkung der Transpiration nicht übersehen werden. Die Blätter sind dem Sonnenlichte ausgesetzt, und indem sie mit dem Chlorophyll und unter Umständen auch mit anderen Farbstoffen Licht absorbieren, müssen sie sich notwendigerweise erheblich erwärmen. Beobachtungen aber zeigen, daß die Temperatur der Pflanze im großen und ganzen der Lufttemperatur folgt. Das ist nach dem Gesagten nur dann möglich, wenn der Erwärmung durch Absorption der Lichtstrahlen dauernd eine Abkühlung folgt. Daß aber die Verdunstung abkühlend wirkt, ist bekannt. Ist also die Verdunstung ein Regulator der Temperatur der

96) Volkens 1887 Flora der ägypt.-arabischen Wüste S. 51. Berlin. Leclerc du Sablon 1909 Rev. gén. **21** 295.

97) Für kleinere, krautige Pflanzen ist bei reichlicher Darbietung von Nährsalzen die Transpiration für deren Resorption begreiflicherweise von geringer Bedeutung (Münscher 1912 Am. Journ. Bot. **91** 311). Nachtr. Anm. vgl. noch Huber 1923 Zeitschr. f. Bot. **15** 465.

Pflanzen, so wird man bei schwach transpirierenden Gewächsen eine starke Erwärmung in der Sonne beobachten müssen. In der Tat konnte ASKENASY [98]) an Fettpflanzen sehr hohe Temperaturen beobachten.

Während Pflanzen wie Gentiana verhältnismäßig wenig über die Lufttemperatur kamen, nahmen Fettpflanzen Temperaturen von über 50° C an. Die Beobachtung gewinnt noch darum an Interesse, daß weitaus die meisten Pflanzen so hohe Temperaturen gar nicht ertragen können. Man sieht also, wie auch die Resistenz gegen hohe Temperatur eine Eigenschaft derjenigen Pflanzen sein muß, die im trockenen Klima existenzfähig sind, und man begreift, daß durchaus nicht alle Pflanzen sich an solche Lebensverhältnisse anpassen konnten. Da, wie wir gesehen haben, die Sukkulenten gar keinen extremen Transpirationsschutz besitzen, wäre es von Interesse, zu wissen, wie stark sich die ausgesprochensten Xerophyten erwärmen.

Elektrokultur. Auf die Frage der Steigerung der Transpiration durch Zufuhr von Elektrizität und die Bedeutung der sog. Elektrokultur gehen wir nur kurz im Anschluß an eine Arbeit von STERN [99]) ein. Die Fragestellung ging aus von der Beobachtung LEMSTRÖMS, „daß in einer Glaskapillare leitend mit dem Boden verbundenes Wasser nach oben strömt, wenn ein elektrischer Strom von einer darüber befindlichen, negativ geladenen Metallspitze durch Luft und Kapillare zum Boden fließt". Wie bei STERN, wo auch die enorme Literatur zitiert wird, nachzulesen ist, kann eine Beeinflussung der Transpiration durch Elektrokultur trotz vieler anders lautender Angaben nicht nachgewiesen werden, insonderheit auch keine Beeinflussung der Spaltöffnungsweite. Daß durch elektrischen Wind, falls die Elektrizitätsdichte hinreichend hoch und der elektrische Wind sehr stark ist, vielleicht, wie GASSNER gefunden hatte, eine Transpirationssteigerung erfolgen kann, gibt STERN zu, doch können nach ihm bei Freilandversuchen solche Wirkungen nicht in Frage kommen. STOPPEL weist aber darauf hin, daß die Frage noch nicht geklärt ist und regt zur Untersuchung der Frage an, ob auch vermehrte Ionisation der Luft die Transpiration steigern könne. — Vgl. noch BALLS 1913 Ann. of Bot. **27** 103.

Ueber die noch recht ungeklärte Frage, warum Kalksalze die Transpiration fördern, Kalisalze aber hemmen, während sie die Wasserabsorption im umgekehrten Sinne beeinflussen sollen, vgl. HANSTEEN-CRANNER [101]). (Ueber Transpiration von Fucus zur Ebbezeit vgl. PRINGSHEIM 1923 Jahrb. wiss. Bot. **62** 244.)

Wasserbilanz. Die Besprechung der Transpiration hat uns gezeigt, daß es den Pflanzen nicht nur auf ein bestimmtes Ausmaß der Transpiration ankommt, sondern ganz besonders auf ein harmonisches Verhältnis zwischen der Transpiration T und der gleichzeitigen Wasserabsorption A. Die Pflanze ist, wie aus der oben besprochenen Regulierbarkeit der Saugkraft hervorgeht, stets bestrebt, T und A aufeinander einzustellen. Wenn die Regulation des einen Vorganges hinter der Aenderung des anderen mehr oder minder „nachhinkt", so wird T : A mehr oder minder von 1 abweichen. — Schon VESQUE fand 1878, daß unter mittleren Bedingungen der Feuchtigkeit, der Temperatur, des Lichtes T = A sein kann. Bei sehr trockener Luft war T : A = 6, bei sehr feuchter Luft 0,6. Eine weitere Senkung dieses „Bilanzquotienten" erzwang er experimentell, indem er die Wurzeln eine Zeitlang in Luft hielt, also die Saugkraft künstlich erhöhte; T : A sank dann auf 0,24 herab. — Versuche, den Einfluß von A auf T zu studieren, verdanken wir

98) ASKENASY 1875 Bot. Ztg. **33** 441. Aehnliche Beobachtungen bei URSPRUNG 1903 Die physikalischen Eigenschaften der Laubblätter. Bibliotheca bot. Heft 60. Ferner bei STAHL 1909 Beitr. z. Biologie des Chlorophylls. Jena. STAHL sieht in den Rippen derartiger Sukkulenten Schutzmittel gegen zu starke Erwärmung. Ohne die Rippen würde ja die gleiche Lichtmenge auf eine kleinere Fläche einfallen. Auch die senkrechte Stellung der Kakteen wird als Erwärmungsschutz gedeutet (KARSTEN l. c.). Daß auch in den Tropen eine beträchtliche Erwärmung der Blattlamina erfolgen kann, hat SMITH gezeigt (1909 Annals of the Royal bot. Gardens Peradeniya **4** 229). Bei einer Schattentemperatur von 25—28° C zeigten Blätter in der Sonne trotz bestehender Transpiration 40—43° C.

99) 1919 Zeitschr. f. Bot. **11** 561.

100) 1920 ebenda **12** 529.

101) 1914 Jahrb. wiss. Bot. **13** 536.

MONTFORT[102]): Wurden die Wurzeln aus Wasser in 1 Proz. $CaCl_2$ übertragen, so wurde dadurch A wie auch T gehemmt, letztere Größe also lediglich durch Hemmung der Wasserzufuhr trotz gleichbleibender atmosphärischer Bedingungen verändert. Da aber die Hemmung von A der von T vorauseilte, wurde das Wasserdefizit stark gesteigert, und die Blätter welkten stark. Schließlich kann T : A sogar unendlich groß werden. Dabei wird auch T sehr klein, durch Spaltenschluß und durch „incipient drying". Wenn dann unter Umständen gleichwohl die Blätter ohne Aenderung der Außenbedingungen sich wieder straffen können, so liegt das an einer innerlichen Wasserverschiebung[103]) vom Stengel zum Blatt. — Werden solche gesalzene Pflanzen wieder in Wasser übertragen, so schnellt zuerst A, dann auch T wieder in die Höhe, letzteres wesentlich infolge Oeffnung der Stomata. Dieser Vorgang kann also ohne weitere Aenderung der Lebensbedingungen durch starke Wasserzufuhr zum Blatt ausgelöst werden (vgl. Anm. 46 u. 63).

5. Kapitel.

Die Leitung des Wassers I.

Wasserverschiebung innerhalb einer Zelle. Wenn Teile der Pflanze Wasser abgeben, andere Wasser aufnehmen, so müssen dazwischen liegende Partien imstande sein, Wasser zu leiten. Wasseraufnahme, -abgabe und -leitung vollzieht sich unter Umständen an den verschiedenen Teilen einer einzigen Zelle. So findet sich auf lehmigen Aeckern hin und wieder eine Alge, Botrydium granulatum, die aus einer etwa stecknadelkopfgroßen, grünen Kugel besteht, die dem Erdboden aufsitzt und in ihn mehrfach verästelte farblose Auszweigungen sendet (Fig. 13); das ganze Gebilde enthält nur einen einzigen Hohlraum, stellt also in gewissem Sinne eine einzige Zelle dar. Und ähnlich wie Botrydium breitet der einzellige Pilz Pilobolus sein Wurzelsystem im Substrat aus und erhebt sich mit seinem keulenförmigen, schließlich zum Fortpflanzungskörper umgebildeten Ende in die Luft. Wenn nun bei einer dieser Zellen, die wir uns wassergesättigt denken, die Transpiration einsetzt, so wird zunächst Wasserdampf aus der Membran des oberirdischen Teiles der Pflanze entweichen; die Membran verliert Quellungswasser. Dadurch aber werden in der Membran Kräfte frei, die eine Saugung auf das in der Nähe befindliche, vom Protoplasma festgehaltene Wasser ausüben. Das Protoplasma seinerseits sucht Deckung für den Wasserverlust in der Vakuole. Im selben Maße, wie oben Wasser austritt,

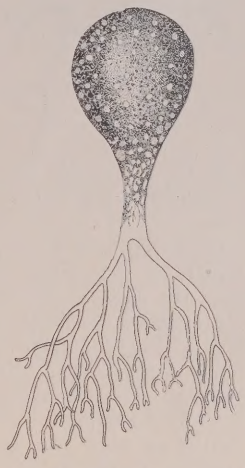


Fig. 13. Botrydium granulatum, ca. 25-fach vergrößert. Nach ROSTAFINSKI in SACHS' Vorlesungen.

102) MONTFORT 1922 Zeitschr. f. Bot. **14** 97. Ueber das Verhältnis von T : A vgl. auch RENNER 1912 Ber. Bot. Ges. **30** 642.

103) Vgl. auch BACHMANN zit. unter 10 (S. 67).

wird unter Verringerung der Turgeszenz die Saugkraft steigen, und so wird Wasser aus dem Boden nachgesaugt. Das so in der Zelle entstehende Konzentrationsgefälle wird sich durch die Diffusion wieder ausgleichen. Reicht bei lebhafter Transpiration die Schnelligkeit der Diffusion nicht dazu aus, so wird das Gefälle erhalten bleiben. Doch wird in diesem Falle durch starke Steigerung der Konzentration in den oberen Teilen der Zelle der Dampfdruck verringert und so die Transpiration automatisch eingeschränkt (S. 81).

Wasserverschiebung innerhalb einer Zellreihe. Nehmen wir nun an, Botrydium sei durch eine Scheidewand zwischen dem grünen transpirierenden Teile und dem farblosen, wasseraufnehmenden in zwei Zellen geteilt, so werden die nächsten Folgen der Transpiration bis zur Steigerung der Konzentration und Erhöhung der Saugkraft des Zellsaftes in der grünen Zelle ganz dieselben sein wie oben. Diese grenzt aber jetzt nicht direkt an Wasser, sondern an die farblose Zelle; aus dieser also muß sie auf osmotischem Wege Wasser entnehmen, und sie kann das so lange, bis in beiden gleiche Saugkraft herrscht. Zu diesem Gleichgewichtszustand aber kommt es, solange die grüne Zelle transpiriert und solange die farblose an Wasser grenzt, nie, denn auf jede Wasserentnahme aus der farblosen Zelle folgt Wasseraufnahme aus dem Boden, und auf jeden Wasserzufluß zur grünen Zelle folgt neue Transpiration. Es wird also in unserem Schema die durch Verdunstung der einen Zelle entstehende osmotische Saugung einfach auf die andere übertragen, und es besteht somit kein wesentlicher Unterschied zwischen dem ersten und diesem zweiten Fall. — Nur wenig komplizierter wird die Sache, wenn wir die Transpiration eines mehrzelligen Pilzes betrachten, der teils im Substrat wurzelt, teils in der Atmosphäre sich ausbreitet. In unserer Fig. 14 ist ein kleines Exemplar des Pinselschimmels abgebildet; die horizontalen Zellfäden sind im Substrat eingebettet, die aufrechten „Konidienträger“ ragen in die Luft. Für unsere Zwecke können wir die ganze Pflanze auf das einfache Schema der Fig. 15 reduzieren: von den Zellen eines Zellfadens befinden sich *A, B, C* im Substrat, die anderen *a, b, c* etc. in der Luft. Wenn nun in einem solchen Organismus die Zelle *a* durch Transpiration unter Turgorsenkung Wasser verloren hat, so wird sie aus *b* neues zu erhalten suchen; aber auch *b* transpiriert und saugt ihrerseits von *c*; der Umstand, daß über *b* noch eine saugende Zelle sich befindet, muß also gerade so wirken, als ob *b* stärker transpiriert hätte; zur saugenden Wirkung von *b* auf *c* addiert sich noch die von *a*, und so geht das fort, bis wir zu den wasseraufnehmenden Zellen gelangen, an denen das um-

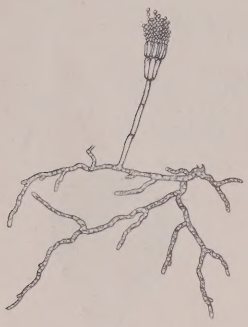


Fig. 14. Pflänzchen von Penicillium glaucum.

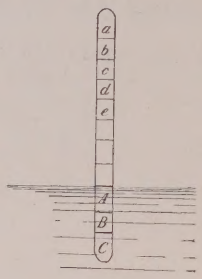


Fig. 15.

gekehrte Schauspiel wie an den abgebenden eintreten muß; auf *A* wirken die saugenden Kräfte aller Zellen *a, b* etc., *A* deckt seinen Wasserverlust einerseits direkt aus der Umgebung, andererseits aus *B*, und so verteilt sich abwärts die saugende Wirkung der Transpiration auf alle als Wurzel funktionierenden Zellen, vorausgesetzt, daß trotz direkter Wasserzufuhr die Saugkraft in *A* größer als in *B*, in *B* größer als in *C* ist.

Sehr lehrreich wegen der quantitativen Durchführung ist das folgende Beispiel für die Wasserverschiebung in einer Zellreihe, das wir bei RENNER[1]) finden und das gleichzeitig die wichtige Erkenntnis vermittelt, daß die Wasserbewegung in der Pflanze nicht sowohl ein statisches, als ein dynamisches Problem ist: 5 gleichartige Zellen grenzen aneinander; die unterste schöpft mit ihrer unteren Fläche Wasser, die oberste transpiriert mit der freien Stirnfläche, und zwar so stark, daß der Filtrationsstrom zur Ueberwindung einer Zelle 0,2 Atm. erfordert. Die Turgorsenkung in der untersten in Wasser stehenden Zelle beträgt dann 0,2, in der obersten Zelle aber 1 Atm. Bringen wir aber die unterste Zelle aus dem Wasser in eine Lösung, die 2 Atm. osmotischen Druck entwickeln kann, so muß nunmehr, damit statisches Gleichgewicht herrscht, in der untersten Zelle eine Turgorsenkung von 2,2 Atm. herrschen, in der obersten eine solche von 3 Atm. Damit aber der Lösung seitens der untersten Zelle dauernd Wasser entzogen werden kann, muß der Turgor noch weiter gesenkt werden, und zwar um so weiter, je stärker die Transpiration ist, da die Lösung an der unteren Fläche der resorbierenden Zelle konzentriert wird und die Diffusion zu langsam ist, um diesen Wasserverlust sofort wieder zu ersetzen. Wie RENNER weiter ausführt, braucht eine solche Turgorsenkung sich äußerlich keineswegs durch Welken bemerklich zu machen. Ein Druck von etwa 10 Atm. reicht aus, um Parenchyme straff zu machen, und eine Senkung des Turgordruckes von etwa 20 auf 15 Atm. würde sich äußerlich gar nicht zu verraten brauchen. Solche Ueberlegungen veranlassen unseren Autor weiter zu der Annahme, daß solch hohe Drucke nicht mechanischen Bedürfnissen dienen, sondern der Wasserversorgung (s. S. 31).

Saugkraftmessungen. Daß die Wasserbewegung gegen das Gefälle der Turgorsenkung[2]) verläuft, konnte nun in vielen Fällen auch für Gewebe höherer Pflanzen nachgewiesen werden. URSPRUNG und BLUM, denen wir die umfangreichsten, mit großer Geduld durchgeführten Saugkraftmessungen[3]) verdanken, stellten z. B. fest, daß bei eben zulänglicher Wasserzufuhr aus dem Boden die Saugkraft von den peripheren Wurzelzellen nach den inneren Rindenzellen ebenso wie der Wasserstrom ansteigt; der Unterschied kann bis 3 Atm. betragen. Schwierigkeiten für die Erklärung macht aber die Erscheinung, die unsere Autoren den „Endodermissprung" nennen. Die Endodermis ist bekanntlich eine Scheide, deren Zellen die Wurzelrinde von den inneren Partien, dem Zentralzylinder, in welchem die Leitungsbahnen in vertikaler Richtung verlaufen, trennen, und da der Wasserstrom sie passieren muß, um zu den Leitungsbahnen zu gelangen, müßte man annehmen, daß in den Endodermiszellen die Saugkraft weiter ansteigt. Tatsächlich aber fällt sie ab. Diese frappante Erscheinung könnte nun damit erklärt werden, daß das in den Gefäßen in die Höhe steigende Wasser in der unverletzten Wurzel in Zugspannung steht — wir kommen darauf später zurück —, daß dann beim Herstellen der Schnitte dieser Zug aufgehoben wird und darum die Saugkraft der an die Gefäße grenzenden lebenden Zellen infolge der Präparation sinkt.

URSPRUNG aber lehnt solch eine Erklärung ab und kommt zu der Hilfsannahme einer „inhomogenen" Saugkraft in den Endodermiszellen, d. h. die Saugkraft soll im Zellinneren nicht nach allen Seiten gleich sein, sondern nach der Rinde hin stärker als nach dem Wurzelinneren. Jede Endodermiszelle würde danach sowohl als Saug- wie als Druckpumpe fungieren, und wenn auch die mittels der

1) 1915 Jahrb. wiss. Bot. **56** 617.

2) Differenzen im Unterschied des osmotischen Wertes sind zur Erreichung eines Saugkraftgefälles nicht erforderlich. Nur bei vollkommener Entspannung der Zellen eines Gewebes würde Gleichheit des osmotischen Wertes dies Gefälle vernichten; tatsächlich aber steigt dieser Wert im allgemeinen von der Basis zur Spitze an (vgl. die Literatur S. 30).

3) 1921 Ber. Bot. Ges. **39** 70.

URSPRUNGschen Methode[4]) allein meßbare durchschnittliche Saugkraft geringer ist, als die der Rindenzellen, könnte eben doch durch diesen intrazellularen Sprung im Saugkraftgefälle eine Wasserbewegung aus der Rinde ins Innere erklärbar sein. Eine solche Inhomogenität der Saugkraft nimmt nun weiter URSPRUNG stets dann an, wenn die von ihm gemessene mittlere Saugkraft einer Zelle an solchen Stellen sinkt, an denen man ein aus der Richtung der Wasserverschiebung auf ein Ansteigen der Saugkraft schließen muß. Unter anderem gilt das auch für die Zellen der Wurzelrinde, wenn die Pflanze bei sehr reichlicher Wasserzufuhr gehalten wird; in diesem Falle ist nämlich das eben beschriebene, bei mäßiger Bewässerung nachweisbare Saugkraftgefälle von außen nach innen nicht nachweisbar.

Wie solche inhomogene Saugkraft zustande kommt, ist unbekannt. Es könnte sich um inhomogene Verteilung osmotisch wirksamer Stoffe im Innern der Zelle oder auch um verschiedene Permeabilität des Plasmas an zwei gegenüberliegenden Seiten der Zelle handeln. In allen Fällen müßte diese Inhomogenität durch die Lebenstätigkeit der Zelle dauernd aufrecht gehalten werden.

Von anderen parenchymatischen Geweben wurden besonders die des Efeus genauer auf die Saugkraft untersucht[5]); in den meisten Fällen konnte auch hier festgestellt werden, daß der Wasserstrom entgegen dem Saugkraftgefälle lief und daß dies um so steiler war, je lebhaftere Wasserdurchströmung vorausgesetzt werden mußte. In manchen Fällen mußte allerdings auch hier wieder zur Annahme einer inhomogenen Saugkraft gegriffen werden, um die Richtung des Wasserstromes verständlich zu machen. Im allgemeinen steigt die Saugkraft in den Parenchymgeweben der Pflanze von unten nach oben an, um in den Blättern ihr Maximum zu erlangen. Im Parenchym des Blattstieles, desgleichen im Parenchym der Haupt- und Seitennerven der Blätter steigt sie von der Basis nach der Spitze; Palisaden- und Schwammparenchym besitzen höhere Saugkräfte als das Nervenparenchym, da sie aus diesem Wasser schöpfen müssen. In den Palisaden steigt die Saugkraft mit zunehmender Entfernung vom Hauptnerven und von den Seitennerven erster Ordnung an, um in einer gewissen Nervendistanz, $3^1/_2$—4 mm, maximal zu werden; sie kann da bis zu 33 Atm. ansteigen. und in diesen Zellen ist sie gleich dem osmotischen Wert bei Grenzplasmolyse, d. h. die Zellhäute sind hier ganz entspannt. Eine kleinere Saugkraft als die Palisaden haben die angrenzenden Epidermiszellen[6]), diese können also Wasser nicht direkt aus jenen schöpfen, sondern decken ihren Bedarf aus dem Nervenparenchym, das an sie angrenzt. Mit der kleinen Saugkraft der Epidermiszellen steht gut im Einklang ihre Funktion als Wassergewebe. Fraglich muß allerdings bleiben, warum nicht dauernd Wasser aus der Epidermis in die Palisaden strömt, sondern nur in Zeiten der Not, und es muß weiteren Forschungen überlassen bleiben, zu untersuchen, inwiefern auch hier inhomogene Saugkräfte die Methode der Messung mittlerer Saugkräfte der Zellen unzulänglich machen.

Betreffs eingehender weiterer Angaben über Veränderungen der Säugkräfte in welkenden Blättern[7]) muß auf das Original verwiesen werden. Es sei nur so viel gesagt, daß die Saugkraft in den Blättern beim Welken steigt, und zwar prozentual am stärksten in der Epidermis, wie das für ein Wassergewebe zu erwarten war[8]). Nicht nur die Saugkraft, sondern auch der osmotische Wert

---

4) Bestimmung der Konzentration bzw. Saugkraft derjenigen Rohrzuckerlösung, in der die Zelle ihr Volumen nicht ändert (S. 58). Ueber Bedenken gegen die Anwendbarkeit dieser Methode bei Zellen, die einseitig Wasser ausscheiden, vgl. MONTFORT 1920 Jahrb. wiss. Bot. **59** 513.

5) URSPRUNG u. BLUM 1918 Ber. Bot. Ges. **36** 577 599.

6) Vgl. aber URSPRUNG u. HAYOZ l. c. 1923 **40** 368.

7) URSPRUNG u. BLUM l. c. 1919 **37** 453. URSPRUNG u. HAYOZ zit. in 6.

8) Bei Wasserabgabe nehmen die äußeren und inneren Epidermiswände, die im wasserreichen Zustande im Querschnitt konvex sind, konkave Gestalt an. Der jedem Mikroskopiker geläufige wellenförmige Verlauf der Seitenwände erleichtert tangentiale Wasserverschiebung. Vielfach „schrumpfeln“ auch die dünnwandigen Zellen typischer Wassergewebe bei Wasserabgabe, d. h. legen sich in Falten; so können die Zellen weit mehr Wasser abgeben, als wenn sie sich bloß entspannten. Natürlich darf hier der Widerstand der Wand gegen Zerknitterung nicht allzugroß sein, da er außer dem auf dem osmotischen Wert beruhenden Anteil der Saugkraft der Wassergewebszelle von der aufnehmenden Nachbarzelle überwunden werden muß, damit diese Wasser an sich reißen kann (HOLLE 1915 Flora **8** 73).

bei Grenzplasmolyse steigt beim Welken infolge der Umwandlung von Stärke in Zucker. Interessanterweise geht in bestimmten Fällen eine Abnahme der Saugkraft mit einer Abscheidung von Kristallen von oxalsaurem Kalk Hand in Hand.

Was wir jetzt besprochen haben, sind Wasserbewegungen im Parenchymgewebe des Organismus, die durch Störung des osmotischen Gleichgewichtes zustande kommen und so lange dauern müssen, als Unterschiede in der Turgorsenkung[9]) zwischen den einzelnen Zellen bestehen. Man könnte nun glauben, daß in dieser Weise ganz allgemein die Wasserbewegung in der Pflanze von statten gehe, allein Versuche widersprechen dieser Ansicht entschieden. Westermaier[10]) hat Streifen von Parenchymzellen aus dem Wassergewebe von Peperomia und Tradescantia in etwas erschlafftem Zustande einseitig mit Wasser in Berührung gebracht und beobachtet, bis zu welcher Entfernung von dem Wasser die Zellen ihre Turgeszenz wiedergewinnen. Obwohl die äußeren Umstände eine Transpiration fast ganz unmöglich machten, betrug die Steighöhe des Wassers doch immer nur wenige Zentimeter. Die Zellen also, die mehr als ca. 2—4 cm vom Wasserspiegel entfernt waren, konnten auf dem Wege osmotischer Saugung nicht zu ihrem normalen Wassergehalt gelangen[11]). Wenn man bei derartigen Experimenten eine Verdunstung aus den nicht direkt an Wasser grenzenden Zellen ganz ausschließt, so müssen sich diese freilich durch osmotische Saugung schließlich mit Wasser sättigen. Da aber bei dieser Wasserbewegung beträchtliche Widerstände zu überwinden sind, geht sie zu langsam[12]) und genügt deshalb nur bei kleinen Organismen, die an feuchten Orten leben, also mäßig transpirieren. In größeren Pflanzen dagegen, vor allem in Bäumen, wo die Steighöhe des Wassers nach vielen Metern bemessen wird, kann die Leitung des Wassers sich unmöglich ausschließlich von einer lebenden Zelle zur anderen vollziehen; hier müssen Leitungsorgane von besonderer Leistung vorhanden sein, in denen ein Massentransport des Wassers erfolgen kann.

Gefäße. Diese Organe sind die Gefäße. Dafür sprechen zunächst anatomische Gründe: der Inhalt der Gefäße ist wenigstens teilweise Wasser; ihre langgestreckte Form und die Kontinuität ihres Lumens auf sehr große Strecken stimmt vortrefflich zu ihrer Funktion, desgleichen ihre Verteilung. In jeder Wurzel beginnt ungefähr in der Höhe, wo äußerlich die wasserabsorbierenden Wurzelhaare auftreten,

9) Je dehnbarer die Zellhaut, um so größer ist die Wassermenge, die aus einer Zelle austreten muß, um eine bestimmte Turgorsenkung oder Saugkraft auszulösen. Das „Sättigungsdefizit“ = Differenz zwischen möglichem und jeweiligem Wassergehalt (in Proz.) ist also in zwei Zellen nur dann bei gleicher Turgorsenkung (oder Saugkraft) gleich groß, wenn die elastischen Eigenschaften der Häute dieselben sind (Renner 1915; s. S. 56 Anm. 42).

10) Westermaier 1884 Sitzungsber. Berlin S. 110.

11) Ueber ähnliche Versuche berichtet Reinke 1902 Ber. Bot. Ges. **20** 97.

12) Von der Langsamkeit der Wasserbewegung durch Diffusion geben Versuche Rysselberghes (1901 Bull. Acad. Belg.; Rec. Instit. Errera 5 209) eine Vorstellung. Der Rückgang der Plasmolyse einer einzelnen, in Wasser gelegten Zelle erforderte bei günstigster Temperatur 20—30 Minuten, die Plasmolyse selbst ungefähr die gleiche Zeit. In beiden Fällen handelt es sich freilich nicht nur um Wasserverschiebung, sondern auch um Exosmose oder Endosmose des Plasmolytikums durch die Zellhaut — Legt man mit Fitting (1917 Jahrb. wiss. Bot. **57** 553) Schnitte der Epidermis von Rhoeo in hypertonische Rohrzuckerlösung, so ist erst nach $1^1/_2$—2 Stunden der Höhepunkt der Plasmolyse erreicht. (Vgl. auch Kap. 13.)

im Zentrum die Gefäßbildung. Von diesem Punkte an gehen Gefäße nach oben und nehmen aus jeder Seitenwurzel eine seitliche Zuleitung auf; dementsprechend nimmt nach oben zu ihre Zahl und auch ihr Gesamtquerschnitt zu. Sie treten dann in den Stamm ein, und es werden in jeden Ast, in jeden Zweig, in jeden Blattstiel Gefäße ausgesendet; in allen diesen Organen sind sie zu einigen wenigen Strängen vereinigt, in dem Transpirationsorgan aber, dem Laubblatt, sehen wir sie auf einmal in ganz anderer Anordnung; sie lösen sich in zahlreiche stärkere und schwächere Auszweigungen auf, die die Blattlamina mit einem komplizierten Netzwerk derart durchsetzen, daß jede transpirierende Zelle entweder direkt oder durch Vermittlung weniger Parenchymzellen mit einem Gefäß verbunden ist. So ist also erreicht, daß die Leitung von Zelle zu Zelle auf ein Minimum beschränkt ist, wenn wirklich die an ein Gefäß grenzende Zelle aus diesem Wasser aufnehmen kann.

Sehen wir uns nach physiologischen Beweisen für die Funktion der Gefäße um, so halten wir uns zunächst an die Bäume, weil bei diesen die größten Anforderungen an die Leitungsbahnen gestellt werden. Auch haben wir hier häufig am Stamme wie an den Zweigen lange Glieder, die keine seitlichen Transpirationsorgane besitzen und die durch ihre Korkhaut vor eigener Transpiration geschützt sind; in diesen findet nur eine Leitung des Wassers und keine Abgabe statt, wir werden also hier durch Kontinuitätsunterbrechungen mit Sicherheit das leitende System feststellen können. Das Mark kann nun für die Wasserleitung nicht in Betracht kommen; es fehlt vielfach oder besteht aus vertrockneten, mit Luft erfüllten Zellen, oder es führt doch keine anderen Organe als Parenchymzellen, deren schlechte Qualifikation für die Wasserleitung wir schon kennen. Anders ist das bei der Rinde; hier fehlt es an langgestreckten und auf weite Strecken kontinuierlich verlaufenden Elementen nicht; man könnte an Kollenchymzellen, Sklerenchymzellen und Siebröhren denken. Daß aber alle diese Elemente keine Bedeutung für die Wasserleitung im Stamme haben, zeigt der

Ringelungsversuch. Es werden zwei Einschnitte rings um den Stamm herum bis aufs Holz geführt und der zwischen beiden gelegene Rindenring entfernt. Wird diese „Ringelung“ in nicht allzu großer Ausdehnung angebracht und dafür gesorgt, daß der Stamm an der entrindeten Stelle nicht austrocknet und nicht fault, so bleibt die Laubkrone lange Zeit frisch; daraus wird man schließen, daß sich die Wasserleitung im Holzkörper vollzieht. Auf die Dauer lassen sich freilich Schädigungen des freigelegten Holzkörpers nie vermeiden; dann nimmt seine Leitfähigkeit ab, und gewöhnlich stirbt die Krone nach einigen Jahren, wenn sie sich nicht durch Wurzeln oberhalb der Ringelung selbständig gemacht hat. Wie lange aber trotz solcher Störungen ein Baum oberhalb des Ringelschnittes lebensfähig bleiben kann, zeigt der Bericht Tréculs[13]) über eine Linde bei Fontainebleau, deren Gipfel 40 Jahre nach der Ringelung noch am Leben war. — Der Ringelungsversuch ist schon sehr alt[14]); seine Beweiskraft hat er auch heute noch.

---

13) Trécul 1855 Ann. sc. nat. (4) **3** 343.

14) Vgl. Moebius 1907 Beih. Bot. Cbl. **21** I 42; vgl. auch Arthur Meyer 1916 Ber. Bot. Ges. **34** 661.

Auch an abgeschnittenen Zweigen, die, in Wasser gestellt, noch lange Zeit frisch bleiben, kann man leicht nachweisen, daß die Wasserleitung im Holzkörper vonstatten geht. Schneidet man das untere Ende eines solchen Zweiges derartig zurecht, daß nur die Rinde, nur das Mark oder nur das Holz mit Wasser in Berührung kommt, so sieht man nur im ersten und zweiten Fall den Zweig rasch verwelken. Abgeschnittene Zweige erlauben dann auch der Frage näherzutreten, welche Elemente des Holzkörpers die eigentlich leitenden sind. Mehr anschaulich als exakt kann man demonstrieren, daß das Wasser in den Gefäßen, und zwar in ihrem Lumen emporsteigt, wenn man die abgeschnittenen Teile in Lösungen passender Farbstoffe stellt (z. B. Eosin) und dann transpirieren läßt. An der Färbung der Wände erkennt man das rasche Aufsteigen der Lösung in den Gefäßen, und besonders demonstrabel wird der Versuch, wenn man durchsichtige weiße Blumenblätter benutzt, in denen dann das Netzwerk der Gefäße nach kurzer Transpiration tief gefärbt erscheint[15]). Derartige Versuche beweisen freilich nur, daß Flüssigkeiten im Gefäß aufsteigen können, sie zeigen aber nicht, daß sie normalerweise in der Pflanze ausschließlich das Gefäßlumen zum Aufstieg benutzen. Beweisender in dieser Hinsicht sind die Versuche, in denen man das Gefäßlumen durch Einlagerung fremder Substanzen verstopft und für Wasser unwegsam macht. So hat Elfving[16]) die abgeschnittenen Pflanzenteile in flüssiger Kakaobutter, Errera[17]) in flüssiger Gelatine eine Zeitlang transpirieren lassen, so daß diese Stoffe in den Gefäßen in die Höhe stiegen. Wurde dann durch Abkühlung für Erstarrung der eingedrungenen Massen gesorgt, so konnte vollkommener Verschluß des Gefäßlumens erzielt werden, und die Pflanzen welkten, wenn sie in diesem Zustande wieder in Wasser gestellt wurden, außerordentlich rasch; die Leitfähigkeit des Stengels war vernichtet. Bei der niederen Temperatur der verwendeten Gelatine und Kakaobutter kann eine Schädigung der lebenden Zellen nicht eingetreten sein, und es ist exakt erwiesen, daß die Wasserleitung im Lumen der Gefäße erfolgt, nicht, wie Sachs[18]) geglaubt hatte, in der Membran. Wir wollen aber hervorheben, daß trotzdem die Membran der Gefäße und auch die angrenzenden Parenchymzellen mitbeteiligt sein können; unser Versuch sagt nur aus, daß das Gefäßlumen notwendig ist, über eine Mitbeteiligung anderer Elemente gibt er keine Auskunft. — Wohl am schlagendsten ist ein Experiment, das zuerst von Vesque[19]) ausgeführt worden ist. Man kann durch Einklemmen eines Stengels und Anziehen der Klemmschraube die Gefäßlumina zusammendrücken und so nahezu zum Verschluß bringen; das Parenchym wird dabei meist vollkommen zerquetscht. Es empfiehlt sich, diesen Versuch an Wasserkulturen oder abgeschnittenen Zweigen mit Hilfe des Potetometers auszuführen. Das Zusammenpressen der

15) Aendert man den Versuch so ab, daß nicht alle, sondern nur ein Leitbündel eines Organs (etwa Blattstiels) Farblösung aufsaugen kann, so führt er in höchst anschaulicher Weise vor Augen, welche Teile eines Organs (etwa der Blattspreite) von einem bestimmten Bündel versorgt werden (Rippel 1919 Naturwiss. Wochenschr. **18** 129).

16) Elfving 1882 Bot. Ztg. **40** 714.

17) Errera 1886 Bot. Ztg. **42** 16.

18) Sachs 1879 Arb. Würzburg **2** 291.

19) Vesque 1883 Compt. rend. **97**. Kohl 1896 Die Transpiration etc. Braunschweig. Strasburger 1891 Bau u. Verrichtungen d. Leitungsbahnen. Jena.

Gefäßlumina macht sich momentan geltend, die Wasseraufnahme sinkt rasch nahezu auf Null, und sofort mit Entfernung der Klemme stürzt sich Wasser, oft mit entschieden vermehrter Geschwindigkeit, in die Gefäße. Das Auf- und Zuschrauben der Klemmschraube kann mehrmals hintereinander mit entsprechendem Erfolg wiederholt werden.

Ehe wir nun den Versuch machen, den Aufstieg des Wassers zu analysieren, greifen wir nochmals auf die Frage zurück: „wie gelangt das Wasser in die Gefäße?“ In den mehrfach herangezogenen Versuchen mit abgeschnittenen Zweigen fließt es direkt in die durch den Schnitt geöffneten Gefäße, oder es wird eventuell sogar durch den Luftdruck in sie hineingepreßt (S. 125). In der normalen Pflanze aber sind die Gefäße nach unten und nach den Seiten von lebendigem Zellgewebe umschlossen, und in der Richtung nach oben stoßen sie an andere Gefäße an; soll also Wasser in sie gelangen, so muß dieses das lebende Gewebe ihrer Umgebung erst durchwandert haben. Nun haben wir gesehen, daß in diesem die Saugkraft von der Peripherie nach dem Zentrum der Wurzel hin größer wird, und so wird Wasser solange, als dieses Gefälle besteht, nach der Mitte der Wurzel wandern. Daß aber dann der sog. „Endodermissprung“ der Erklärung Schwierigkeiten macht, ist S. 91 schon gesagt.

Blutungsdruck. Gleichwohl ist es nun leicht, die Wasserabgabe der Parenchymzellen in die Gefäße zu konstatieren. Es genügt vielfach, den Sproß einer krautigen Pflanze abzuschneiden, um aus der Wundstelle ansehnliche Saftmengen ausfließen zu sehen. Diese könnten nun aus angeschnittenen Milchröhren, Siebröhren oder ähnlichen langgestreckten Elementen durch die Turgeszenz umliegender Parenchymzellen hervorgepreßt werden; dieser Fall interessiert uns hier nicht. Auch aus den Gefäßen könnte unter Umständen der Inhalt durch den Druck des Parenchyms ausgepreßt werden — nämlich bei jugendlichen Gefäßen; später macht die Verdickung der Wand dies unmöglich. Aber auf diese Weise kann immer nur eine kleine Menge Saft austreten. Sehen wir uns aber die Mengen an, die Hofmeister[20]) aus dem Wurzelsystem der Brennessel austreten sah, so erhalten wir die folgenden Zahlen:

Pflanze	Zeit in Stunden	Ausgetretener Saft in cmm	Wurzelvolumen in cmm
Urtica urens	99	3 025	1 350
„ „	40	11 260	1 450

Die Tabelle zeigt, daß die Wurzel schon in wenigen Tagen ein Mehrfaches ihres Volumens an Wasser abgibt; sie muß also während der Sekretion andauernd neues Wasser aus dem Boden aufgenommen haben.

Aehnliche Ausscheidungen finden nicht nur direkt aus der Wurzel statt, sondern auch aus dem Stamm, selbst aus Zweigen, wenn sie abgeschnitten oder bis auf das Holz angebohrt werden. Sehr bekannt ist die Erscheinung z. B. bei der Rebe, die im Frühjahr nach dem Schnitt aus den Schnittwunden „tränt“ oder „blutet“. Nun ist schon lange bekannt, daß der Blutungssaft oft in großen Mengen produziert

20) Hofmeister 1862 Flora 45 97.

wird, und daß er entweder fast reines Wasser sein kann oder einen großen Gehalt an anorganischen und organischen Stoffen, vor allem an Zucker, aufweist; auch weiß man, daß er mit einem oft recht beträchtlichen Druck („Blutungsdruck", „Wurzeldruck") von der Pflanze ausgeschieden wird. Schon die ältesten Physiologen, wie HALES [21]), haben diesen Druck in derselben Weise gemessen, wie man das heute noch tut: Eine doppelt U-förmig gebogene Glasröhre wird auf dem Wurzelstumpf befestigt (Fig. 16), mit Wasser unmittelbar über der Schnittfläche gefüllt und dann mit Quecksilber abgesperrt, aus dessen Steighöhe man den Wurzeldruck berechnen kann.

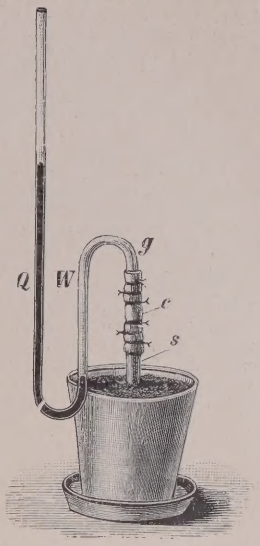


Fig. 16. Auf dem Stengelstumpf s einer Dahlia ist mittels Kautschukschlauch c das Glasrohr g aufgesetzt, das zunächst mit Wasser (W), dann mit Quecksilber (Q) gefüllt ist. (Aus Lehrbuch der Botanik f. Hochschulen.)

Analysiert man den Blutungssaft, so zeigt sich, daß in ihm organische und anorganische Stoffe, jedoch in sehr verschiedener Menge, gelöst sind. Die sehr verdünnten Blutungssäfte der Kartoffel, der Sonnenblume, der Rebe enthalten 1 bis 3 ‰ feste Substanz und davon ist bei der Rebe $^2/_3$, bei der Sonnenblume $^1/_2$, bei der Kartoffel $^1/_3$ organischer Natur. Die anorganischen Salze der Blutungssäfte sind dieselben, wie sie auch sonst in der Pflanze gefunden werden, unter den organischen Verbindungen sind Säuren, Eiweiß und vor allen Dingen Zucker gefunden worden. In den konzentrierteren Blutungssäften prävalieren die Zuckerarten bedeutend: bei der Birke fand man 1,4—1,9 Proz., bei Acer platanoides 1,2—3,2 Proz., bei Acer saccharinum 3,6 Proz., bei Agave americana gar 8,8 Proz. Zucker [22]).

Die Menge des Blutungssaftes, die pro Tag ausgegeben wird, schwankt; bald beträgt sie nur wenige Tropfen, bald mehrere Liter [23]).

Pflanze	Beobachter	Menge pro Tag in Litern
Vitis aestivalis	(CLARK)	0,2
Vitis vinifera	(CANSTEIN)	1,0
Arenga saccharifera	(SEMLER)	3,0
	(MOLISCH)	4,6
Birke	(WIELER)	5,1
Agave americana	(HUMBOLDT)	7,5
Phoenix dactylifera	(SEMLER)	8—10

Der maximale Ausfluß wird nicht sofort nach Anbringen der Wunde erreicht, meist tritt eine allmähliche Steigerung und später wieder eine Abnahme ein, ohne daß man dafür äußere Ursachen findet. Sehr deutlich zeigt sich das in zahlreichen Tabellen BARANETZKYS [24]) sowie auch in der folgenden Zahlenreihe, die MOLISCH [23]) für Arenga saccharifera gibt. Notiert sind die Ausflußmengen in ccm für 14 Tage:

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Tag	440	500	1500	1400	1300	2050	1640	—	—	—	—	—	—	—
Nacht	675	1080	2175	2900	3350	1350	—	—	—	—	—	—	—	—
Zusamm. in 24 Std	1115	1580	3675	4300	4650	3400	—	1440	3600	2500	1140	700	175	0

21) HALES 1727 Statical essays; 1748 Deutsch: Statick der Gewächse.
22) SCHRÖDER 1869 Jahrb. wiss. Bot. **7** 261.
23) Vgl. PFEFFER Physiologie **1** 240. WIELER 1893 COHNS Beitr. z. Biologie **6** 1. MOLISCH 1898 Sitzungsber. Akad. Wien **107** I 1247.
24) BARANETZKY 1873 Abh. Naturf. Ges. Halle **13** 3.

Betrachtet man die in 24 Stunden produzierten Saftmengen, so sieht man hier in der Tat eine allmähliche Zunahme bis zum Maximum am 5. Tage, sodann eine Abnahme, bis am 14. Tage Null erreicht ist. Dabei erfolgt die Abnahme keineswegs gleichmäßig, vielmehr weist der 9. Tag ein zweites Maximum auf. Dieses zweite Anschwellen könnte durch äußere Umstände veranlaßt sein; indes kehren derartige Unregelmäßigkeiten in allen Versuchen wieder, auch in den im Laboratorium unter möglichst gleichmäßigen Bedingungen angestellten, so daß man annehmen darf, die Pflanze arbeite aus inneren Gründen ungleich. — Die Tabelle lehrt außerdem noch, daß die Ausflußmengen am Tage denen der Nacht bedeutend nachstehen. ROMELL[25]) fand bei Brassica eine auch unter tunlichst konstanten äußeren Bedingungen erfolgende tägliche Periodizität; das Maximum lag meistens am Vormittag. STOPPEL[26]) hält es für möglich, daß diese Periodizität mit periodischen Schwankungen der Ionisation der Luft parallel geht.

Große Verschiedenheiten zeigen sich in der Dauer des Saftausflusses. So dauert die Sekretion bei den Palmen manchmal 2—3 Monate, bei Arenga mehrere Jahre, und für Agave americana, deren Saft geradeso wie der der Palmen zur Bereitung eines alkoholischen Getränkes dient, gibt schon HUMBOLDT 4—5 Monate als Blutungsdauer an. Geringer ist diese bei unseren einheimischen Bäumen (1 Monat) und am geringsten bei kleinen Pflanzen, für welche meist einige Tage angegeben werden, doch ist wohl diese untere Grenze der Blutungsdauer nicht als genau bestimmt zu betrachten. Es treten nämlich an der Schnittfläche, sowohl durch die Tätigkeit der Pflanze wie durch Bakterien, häufig Veränderungen ein, die eine Verstopfung der Gefäßlumina herbeiführen. Erneuert man die Schnittfläche, so kann man nicht selten den Wiederbeginn des Blutens konstatieren.

Da die Dauer des Blutens und die tägliche Ausflußmenge spezifisch und individuell bedeutende Differenzen zeigt, ist die Menge des ganzen, in einer Blutungsperiode produzierten Saftes eine sehr verschieden große. Enorme Zahlen werden für die lange und intensiv blutenden Palmen und Agaven angegeben. Agave soll nach HUMBOLDT rund 1000 Liter produzieren, ein einzelner Blütenstand von Arenga müßte nach SEMLER etwa 250 Liter geben, während MOLISCH[23]) nur 18—29 Liter erhielt. Solche und größere Mengen liefern auch einheimische Pflanzen; WIELER[23]) erhielt von einer Birke in 8 Tagen 36 Liter.

Was nun den Blutungsdruck betrifft, so hat WIELER[27]) eine Zusammenstellung der zahlreichen Bestimmungen über die maximale Druckhöhe gegeben. Wir geben hier nur einige Daten. Niedrige Drucke sind bei krautigen Pflanzen gefunden: Petunia 7 mm Quecksilber, Ricinus gibt schon 334, Urtica dioeca 462 mm; bei der Rebe fand man 900—1100, ja 1620, und endlich CLARK bei Betula lenta sogar 1924 mm. In Atmosphären ausgedrückt, hat Ricinus rund $^1/_2$, Betula lenta $2^1/_2$ Atm., und das dürften die größten Drucke sein, die durch die „normale" Blutung der Wurzel erreicht werden können. Unter gewissen Umständen, auf die wir alsbald zu sprechen kommen, sind aber auch noch höhere Drucke (6—8 Atm.) zur Beobachtung gelangt.

Wie die Ausflußmenge allmählich steigt, so nimmt auch der Blutungsdruck allmählich zu und später wieder ab. Den periodischen Schwankungen in der Ausflußmenge entsprechen auch periodische Druckschwankungen; man hat neben unregelmäßigen auch solche mit täglicher und solche mit jährlicher Periode beobachtet. Wenn man auch vermuten muß, daß die gleichartigen Aenderungen in Ausflußmenge und im Druck von den gleichen Ursachen herrühren, so bestehen doch zwischen Druck und Menge keine näheren Beziehungen. Es kann bei geringem Druck viel Wasser ausgeschieden oder bei hohem Druck wenig Wasser geliefert werden. Das letztere ist der Fall bei den besonders hohen Drucken von 6 und 8 Atm., die FIGDOR[28]) in Stämmen tropischer Bäume, BOEHM[29]) und MOLISCH[30]) bei einheimischen Bäumen maßen, und wo nur einige wenige Zellen an der Wasserausscheidung beteiligt sind. Zu dem hohen Druck kann es hier kommen, weil diese Zellen von ihrer Umgebung jedenfalls durch wasserundurchlässige Schichten getrennt sind. Es ist nicht unmöglich, daß auch in anderen Fällen einzelne Zellen mit ähnlicher Energie Wasser ausscheiden; da aber andere Zellen bei diesem Druck schon Wasser durchfiltrieren lassen, so bekommen wir mit Hilfe des

25) 1918 Sv. Bot. Tidskr. **12** 446.
26) 1920 Zeitschr. f. Bot. **12** 529.
27) WIELER 1893 COHNS Beitr. zur Biologie **6** 122.
28) FIGDOR 1898 Sitzungsber. Wien **107** I 641.
29) BOEHM 1892 Ber. Bot Ges. **10** 539.
30) MOLISCH 1902 Bot. Ztg. **60** 45.

Manometers nur die Resultante aus Sekretion und Filtration und können die maximale Leistung der Einzelzelle nicht erkennen.

Sehr auffallend ist es, daß mehrere Manometer, die in einem Stamm in verschiedener Höhe angebracht sind[31]), nicht immer eine regelmäßige Abnahme des Druckes von unten nach oben bemerken ließen, und daß auch die Druckschwankungen im einzelnen Manometer vielfach unabhängig von denen der anderen verliefen. Die Erklärung ist die, daß erstens der Blutungsdruck nicht nur in der Wurzel entstehen kann, sondern auch an beliebigen anderen Stellen in der Pflanze, im Stamm, in Blättern, in Blütenständen, und daß zweitens solche Stellen nicht in unbehinderter Kommunikation miteinander stehen.

Die erste Bedingung des Blutens ist das Vorhandensein lebender Zellen in der Umgebung der Gefäße. Abtöten der Pflanze hebt das Bluten dauernd auf, und Einflüsse, die die Lebenstätigkeit der Pflanze lahmlegen, ohne zum Tode zu führen, hemmen das Bluten vorübergehend. So konnte Wieler[33]) durch Ausschluß des Sauerstoffes (Sistierung der Atmung) das Bluten sofort zum Stillstand bringen; ebenso durch Chloroform. Wir schließen daraus, daß das Bluten eine Lebenserscheinung ist.

Eine zweite Bedingung für das Bluten ist die ausgiebige Versorgung der blutenden Zellen mit Wasser, und diese erreicht man durch Förderung der Wasseraufnahme, Hemmung der Wasserabgabe. Man wird also den Boden, in dem die Wurzel sich befindet, reichlich begießen und zur Vermeidung der Transpiration die Luft dunstgesättigt halten[32]). Bei unseren Bäumen kann man am bequemsten im ersten Frühjahr, vor dem Laubaustrieb, das Bluten nachweisen, weil dann durch die Tätigkeit der Wurzel alle Zellen wassergesättigt und Transpirationsverluste noch fast ganz ausgeschlossen sind. Fällt man aber im Sommer einen Baum, so sieht man, daß auch nach gutem Begießen aus der Schnittfläche kein Wasser austritt, wohl aber, daß auf die Wunde gegossenes Wasser eingesogen wird. Ist auf die Art schließlich reichliche Wasserversorgung des Wurzelsystems eingetreten, dann stellt sich Bluten und positiver Wurzeldruck ein; zuvor bestand Druck unter Atmosphärengröße. Begießt man statt mit Wasser mit Salzlösungen, so bewirkt das auch dann, wenn diese stark hypotonisch im Vergleich zum Zellsaft der Wurzelzellen sind, eine sofortige Rücksaugung schon ausgeschiedener Tropfen[33]), die aber bald aufhört, um einem deutlich geförderten Bluten zu weichen. Diese Förderung erklärt Montfort[34]), dem wir diese Beobachtung verdanken, mit der durch Begießen mit Salzlösungen geförderten Saugkraft der Wurzeln. Schon Wieler[34]) hatte durch Darbietung von schwachen Salpeterlösungen (0,1-proz.) eine Förderung des Blutens feststellen können.

Eine dritte Bedingung für das Bluten ist eine gewisse Temperatur, die bei verschiedenen Pflanzen verschieden hoch sein muß. Schon bei 0° bluten einige Pflanzen; andere, z. B. der Kürbis, beginnen erst bei 8°. Mit der Steigerung der Temperatur nimmt die Blutungsmenge zu, doch fehlt es noch an eingehenden Studien in dieser Hinsicht. Außer den genannten Faktoren ist auch das Licht noch von Bedeutung.

---

31) Brücke 1844 Annalen der Physik und Chemie **63** 193 (Ostwalds Klassiker Nr. 95).

32) Schaposchnikow 1912 Beih. Bot. Cbl. **28** 487.

33) In früheren Versuchen Lepeschkins über die Wasserausscheidung seitens des Pilzes Pilobolus wurde diese erst durch eine mit dem Zellsaft isotonische Lösung sistiert.

34) Vgl. Montfort 1920 Jahrb. wiss. Bot. **59** 501.

Ueber den Einfluß einer Veränderung des Druckes, der auf der Schnittfläche lastet, auf die Blutungssaftmenge, stellte JOST[35]) im Zusammenhang mit anderen Fragen, die uns später noch beschäftigen werden, Versuche an, die ergaben, daß Druckverminderung durch Luftpumpensaugung am Stumpf eine Förderung des Blutens zur Folge hat. Stark blutende Pflanzen bluten unter vermindertem Druck noch stärker, nicht blutende beginnen zu bluten; und zwar wird durch dauernde Pumpensaugung auch eine dauernde Förderung erzielt. Mit abnehmendem Druck nimmt die Blutungssaftmenge zuerst langsam, dann aber rasch zu (bei starker Saugung ist die Ausflußmenge verhältnismäßig größer als bei schwacher), und daraus, daß somit die Förderung bzw. Hemmung nicht proportional der Druckänderung geht, daraus ferner, daß die Förderung stark beeinträchtigt wird, wenn man dem Wurzelsystem den Sauerstoff entzieht, läßt sich entnehmen, daß es sich auch bei dieser Erscheinung nicht um eine rein physikalisch bedingte Veränderung der Filtrationsgeschwindigkeit handelt, sondern um eine Beeinflussung der lebenden Wurzelzellen, sei es daß der Filtrationswiderstand des lebenden Protoplasten verändert wird, sei es daß andere „Reizwirkungen" vorliegen.

Schwankungen der genannten Faktoren müssen nun von entsprechenden Aenderungen in der Ausflußmenge und in der Druckhöhe begleitet werden, und es liegt nahe, die periodischen Aenderungen, von denen oben die Rede war, auf diese äußeren Faktoren zurückzuführen. Durch die Studien BARANETZKYS schien das in der Tat nachgewiesen zu sein, allein nach neueren Erfahrungen dürfte diese Erklärung der Periodizität des Blutens nicht zutreffen.

Zu den besprochenen Faktoren kommt in manchen Fällen noch die Verwundung. Sehr häufig beginnt das Bluten sofort nach Anbringen der Wunde, und dann ist klar, daß die Wasserausscheidung in die Gefäße schon vorher bestand; die Wunde schafft nur eine Ausgangsöffnung. In anderen Fällen aber beginnt die Wasserausscheidung erst einige Zeit nach der Verwundung; dann wird sie erst durch die Verwundung hervorgerufen. Früher hatte man geglaubt, der zuckerhaltige Saft, der bei Palmen (Cocos nucifera, Arenga saccharifera) den Wunden jugendlicher Infloreszenzen entströmt, werde durch Wurzeldruck erzeugt. Ein solcher existiert aber nach MOLISCH[29]) bei diesen Palmen nicht; weder aus den Stümpfen gefällter Bäume noch aus angebohrten Stämmen tritt Saft aus, auch an der Infloreszenz bleibt nach Anschneiden die Sekretion dauernd aus. Das Bluten beginnt erst, wenn bei Cocos die Spitzen der Infloreszenz mehrere Tage nacheinander immer wieder aufs neue verwundet worden sind, und bei Arenga scheint eine noch stärkere Reizung nötig zu sein, denn die Malayen bringen hier 4 bis 5 Wochen vor der Blüte mehrmals basale Verwundungen am Kolben durch Klopfen mit Holzhämmern an; dann erst beginnt nach Abschneiden des Blütenstandes die Sekretion. Diese Beobachtungen stehen indes nicht vereinzelt da. Bei einheimischen Bäumen sah BOEHM[29]) die hohen Drucke von mehr als 8 Atmosphären, von denen oben die Rede war, an Manometern, die schon lange in Bohrlöchern des Stammes angebracht waren. MOLISCH[30]) wies darauf hin, daß dieselben mit dem Wurzeldruck gar nichts zu tun haben, denn die Bäume waren zu der Zeit des Versuches belaubt und ergaben an frischen Bohrlöchern, wie nicht anders zu erwarten, gar keinen oder einen Druck unter 1 Atm. Die Sekretion stellt sich also hier erst allmählich infolge der Verwundung und in unmittelbarer Nähe der Wunde ein; sie stammt aller Wahrscheinlichkeit nach aus Zellen, die infolge der Verwundung entstanden oder gewachsen sind. Zugleich treten in der Nähe der Wunde in den Gefäßen verschiedenartige Ausfüllungen der Lumina ein, und diese machen den betreffenden Holzteil für Wasser schwer permeabel; so kann ganz lokal ein bedeutender Blutungsdruck auftreten, wenn in der nächsten Nähe sogar Wassermangel herrscht. MOLISCH spricht in solchen Fällen von lokalem Blutungsdruck, und es ist sehr wahrscheinlich, daß nicht nur bei Palmen und den angeführten Bäumen, sondern überall da, wo in abgeschnittenen Zweigen und Blättern Bluten konstatiert worden ist[36]), zumeist ein „lokales" Bluten vorliegt.

Das Bluten ist zwar für den Pflanzenphysiologen von größter Wichtigkeit, für die Pflanze selbst aber ist es ein schädlicher Vor-

35) JOST 1916 Zeitschr. f. Bot. 8 1; vgl. auch CHAMBERLAIN 1897 Neufchatel, und ROMELL 1918 Sv. Bot. Tidskr. 12 338.

36) PITRA 1878 Jahrb. wiss. Bot. 11 437. Ueber Beeinflussung der Saugkraft durch Verwundung: URSPRUNG und BLUM 1919 Ber. Bot. Ges. 37 453.

gang[37]). Denn gleichgültig, ob aus der Wunde reines Wasser oder eine Zuckerlösung ausfließt, immer erleidet die Pflanze einen Stoffverlust ohne jegliche Kompensation. Nun wird aber auch in der intakten Pflanze Wasser in die Gefäßbahnen eingepreßt. Wir können das freilich oft erst nach Anbringen von Wunden bemerken; aber schon der Umstand, daß die Ausscheidung zu gewissen Zeiten und bei bestimmten Pflanzen sofort mit dem Abschneiden eines Astes beginnt, macht es wahrscheinlich, daß schon ohne Verletzung ein Blutungsdruck in der Pflanze bestand. Und in der Tat gibt es sichere Beweise dafür: Th. Hartig[38]) hat die Beobachtung gemacht, daß im Frühjahr, vor dem Austreiben, an den Knospen der Hainbuche und anderer Bäume Saft austritt, ohne daß Verwundungen sichtbar wären. Strasburger[39]) hat später gezeigt, daß dies eine Folge des Blutungsdruckes ist und daß die Tropfen aus den Narben vorjähriger Blätter herausquellen, deren Korkschicht sie abgesprengt haben. Die Erscheinung ist nicht jedes Jahr und bei allen Hainbuchen zu beobachten, und deshalb darf man wohl schließen, daß ein besonders hoher Blutungsdruck nötig ist, um das Wasser bis in die Zweigspitzen zu pressen, und um die Widerstände zu überwinden, die seinem Austritt an den Blattnarben entgegenstehen.

Guttation. Was bei Bäumen selten vorkommt, ist bei vielen krautigen Pflanzen Regel: unter günstigen Bedingungen, bei starker Bodenfeuchtigkeit und bei gehemmter Transpiration, also besonders des Nachts, wird durch die Tätigkeit der Wurzel in das ganze Gefäßsystem dieser Pflanzen Wasser mit solcher Gewalt eingepreßt, daß an Orten geringeren Filtrationswiderstandes eine Ausscheidung in Tropfenform erfolgt. Ein berühmtes Beispiel für diese Erscheinung liefern die Blätter von Colocasia antiquorum, und auch bei anderen Aroideen läßt sie sich beobachten. Die Tropfen werden hier ausschließlich an der Blattspitze ausgeschieden und folgen einander sehr rasch. Für Colocasia schildert Molisch[40]) den Vorgang so: Am unentwickelten Blatt werden bis zu 160 kleine Tröpfchen in der Minute mit solcher Gewalt aus der Spitze herausgepreßt, daß sie weithin fliegen; am älteren Blatt fallen größere Tropfen bis zu 190 in der Minute einfach zu Boden. Es kann ein einzelnes Blatt im Maximum 100 g Wasser in einer Nacht liefern. In der ausgeschiedenen Flüssigkeit lassen sich nur Spuren von organischer Substanz und Asche nachweisen.

Meist nur dem Grad nach von der bei Colocasia beobachteten verschieden, findet man die gleiche Erscheinung auch bei zahlreichen einheimischen oder bei uns kultivierten Pflanzen. Nach warmen Nächten sieht man an der Blattspitze, den Blattzähnen, selten auch an anderer Stelle der Blätter kleine, wie Tautröpfchen aussehende Wassertropfen. Daß sie aber ihre Entstehung der Pflanze selbst verdanken, ist leicht nachzuweisen; sehr häufig tragen nur die jüngeren Blätter die Tropfen, während Tautropfen doch auch an älteren entstehen müßten. Diese Wassertropfen vergrößern sich allmählich, fallen

37) Ueber Bluten unverletzter Blattzellen, das durch schweflige Säure bewirkt, zu einer Injektion der Interzellularen führt, vgl. Wieler 1921 Ber. Bot. Ges. **39** 50.

38) Th. Hartig 1853 Bot. Ztg. **11** 478; 1862 Bot. Ztg. **20** 85.

39) Strasburger 1891 Bau u. Verrichtungen d. Leitungsbahnen. Jena.

40) Molisch 1903 Ber. Bot. Ges. **21** 381.

ab und werden durch neue ersetzt, aber wohl niemals werden so große Flüssigkeitsmengen wie bei Colocasia sezerniert. Bekannte Beispiele für Tropfenausscheidung liefern die Blattspitzen der Gräser, die Blattzähne von Fuchsia, Alchemilla, Brassica. Tropaeolum, Phaseolus, Urticaceen und Moraceen und viele andere Laub- und Blütenblätter scheiden nicht nur am Blattrand, sondern auch auf der Blattfläche Wasser aus.

Hydathoden. Diese Wasserausscheidung wird durch besondere Organe, die sog. „Hydathoden", vermittelt.

Meistens sind dies Spaltöffnungen, die sich manchmal von den gewöhnlichen Organen dieser Art unterscheiden und deshalb den besonderen Namen „Wasserspalten"[41]) erhalten haben. Was ihre Reaktionsfähigkeit angeht, so sind sie entweder unbeweglich, oder beweglich, wie Luftspalten. Zwischen beiden Typen gibt es Uebergänge; die beweglichen schließen sich beim Welken abgeschnittener Blätter unter Senken des osmotischen Wertes ihrer Schließzellen. Ueberreiche Wasserzufuhr, die bei Luftspalten Schluß einleitet (S. 79), läßt sie offen. Nachts schließen sich die einen, die anderen, z. B. die der Kapuzinerkresse bleiben, obwohl an sich beweglich, des Nachts offen[42]). Sie finden sich — einzeln oder in geringer Zahl, und

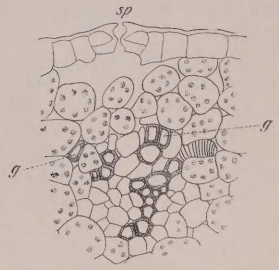


Fig. 17. Wasserspalte von Vicia Faba im Querschnitt[43]). *sp* die Spaltöffnung, *g* Gefäße, die an Interzellularen angrenzen.

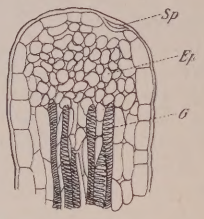


Fig. 18. Längsschnitt durch den Blattzahn von Primula sinensis[44]). *Sp* Spalte, *Ep* Epithem, *G* Gefäße.

sind dann größer, oder zu vielen vereint, und können dann kleiner sein als Luftspalten — an den Orten, wo die Wasserausscheidung erfolgt, und so verläßt das Wasser, das sich zuvor in einem der „Atemhöhle" (vgl. S. 70) entsprechenden Raum angesammelt hat, die Pflanze. Gewöhnlich sind es nur die Enden der Leitbündel, welche in Beziehung zu den „Atemhöhlen" treten. In den einfachsten Fällen (Gräser und Vicia Faba, Fig. 17) laufen die letzten Tracheiden (Kap. 6, S. 117) unmittelbar unter der Atemhöhle hin, manchmal grenzen kleine Oberflächenstücke der ersteren direkt an diesen großen Interzellularraum an, anderwärts sind sie durch sehr locker aneinander gereihte gewöhnliche Parenchymzellen von ihm getrennt. Das Wesentliche ist das Auftreten von Lücken zwischen den Zellen, während ja sonst das die Gefäße umgebende Parenchym lückenlos schließt. In den weiter entwickelten Organen, wie wir sie z. B. bei Fuchsia und Primula (Fig. 18) finden, weichen die Tracheiden am Ende des Bündels pinselförmig auseinander, und zwischen sie tritt ein Parenchym, das auch den ganzen, nicht unbedeutenden Raum zwischen Bündelende und Wasserspalte erfüllt. Dieses Parenchym (Epithem; *Ep* Fig. 18) ist viel kleinzelliger als das Mesophyll und von diesem manchmal durch eine verkorkte Scheide getrennt; die einzelnen Zellen lassen zwischeneinander auch hier deutliche interzelluläre Lücken, die übrigens, auch wenn keine Sekretion erfolgt, immer mit Wasser erfüllt zu sein scheinen.

---

41) Neumann-Reichardt 1916 Beitr. z. allg. Bot. 1 301.
42) Steinberger 1922 Biol. Cbl. 42 405.
43) Nach Haberlandt 1895 Sitzungsber. Wien 104 I 55 Taf. 3.
44) Ebenda Taf. 4.

Bei den genannten Pflanzen (vielleicht mit Ausnahme der Urticeen und Artocarpeen)[45] spielen die Epitheme lediglich die Rolle eines Filters. Nur wenn ein Blutungsdruck in den Gefäßen entwickelt wird, tritt Wasserausscheidung ein, und diese erfolgt am Orte des geringsten Widerstandes; das Wasser verläßt die Tracheiden, tritt in die Interzellularen des Epithems und gelangt schließlich ins Freie. Dementsprechend fördern dieselben äußeren Umstände, die den Blutungsdruck steigern, auch die Tropfenausscheidung, und man kann diese durch genügende Wärme, Feuchtigkeit des Bodens und der Luft auch zu Zeiten hervorrufen, wo sie normalerweise an der Pflanze nicht beobachtet werden kann. Daß wirklich der im Gefäßsystem herrschende Druck die besprochene Erscheinung bedingt, hat man dadurch erwiesen, daß auch an abgeschnittenen Zweigen Tropfenausscheidung erzielt werden kann, wenn man in ihre Schnittfläche Wasser mit einem Druck von ca. 20 cm Quecksilber einpreßt. Nimmt man statt Wasser einen in Wasser gelösten Farbstoff, der in das Plasma nicht eindringen kann, so sieht man diesen Farbstoff unverändert aus dem Blattzahn herauskommen[46]; ein Zeichen dafür, daß die Epitheme nicht mit ihren lebenden Zellen an der Filtration beteiligt sind. Und noch schärfer hat HABERLANDT[47] das erwiesen; denn er zeigte, daß auch nach Abtöten des Epithems, z. B. durch Sublimat, die Wasserausscheidung ungehindert fortdauert.

Nahe Beziehungen zwischen der durch solche Filtrationsepitheme nach außen abgegebenen Wassermenge und der „aktiven", d. h. ohne Mitwirkung der Transpiration des Sprosses erfolgenden Wurzelsaugung fand MONTFORT[48]. Bietet man den Wurzeln giftig ($CuSO_4$, H_2S) oder osmotisch (Rohrzucker, $CaCl_2$) wirkende Lösungen, welche diese Saugung hemmen oder aufheben, so zeigt sich eine sofortige Hemmung der Guttation; die osmotisch wirksamen Lösungen brauchen dabei nicht hypertonisch zu sein, selbst hypotonische hemmen sofort, und erst in Lösungen, deren Dampfdruckerniedrigung nur ungefähr den 10. Teil der Wurzelsaugkraft beträgt (0,01 g mol. Rohrzucker), findet ebenso lebhafte Guttation statt, wie wenn die Wurzeln in Wasser tauchten. Hypertonische Lösungen bedingen eine vollkommene Umkehrung des Wasserstroms[49], während die Hemmung der Guttation durch schwächere Lösungen auf eine Hemmung der Diffusionsgeschwindigkeit des in die Wurzeln einströmenden Wassers zurückzuführen ist. Jedenfalls deutet die sofortige Beeinflussung der Guttation darauf hin, daß sie auf Beeinflussung der absorbierenden Wurzelzellen, nicht etwa zwischen der Absorptions- und Guttationszone liegender Zellen zurückzuführen ist, daß mit anderen Worten die Guttation als Maß für die aktive Saugkraft der Wurzel verwendet werden kann[50]. Somit können aus dem Maße der Guttation wichtige Rückschlüsse auf die Tätigkeit der Absorptionszone unter dem Einfluß verschiedener den Wurzeln, sei es im Experiment, sei es auch an den natürlichen Standorten, dargebotener Stoffe gemacht werden; es konnte unter anderem auch die schädliche Wirkung von Hochmoorwasser auf die Wasseraufnahme von Nichthochmoorpflanzen studiert werden, indem man sie in solchem Wasser züchtete und ihre Guttation beobachtete.

Von Einzelheiten sei hier so viel gesagt, daß Nichthochmoorpflanzen (Mais), die in Sphagnumwasser gehalten werden, zuerst stimulierte, dann aber gehemmte Guttation zeigten; solche zuerst fördernde, dann hemmende Wirkung ist bei Ver-

45) Vgl. HABERLANDT 1918 Physiol. Pflanzenanatomie. 5. Aufl. SPANJER 1898 Bot. Ztg. **56** 35 (vgl. Bot. Ztg. **56** II 177, 241, 315).

46) MOLL 1880 Versl. u. Meded. Akad. d. Wet. Natuurk. R. 2, Deel 15.

47) HABERLANDT 1894 Sitzungsber. Wien **103** I 489.

48) 1920 Jahrb. wiss. Bot. **59** 467; 1921 **60** 184.

49) Ueber Aenderung dieser Befunde bei passiver Saugung, d. h. unter Mitwirkung der Transpiration vgl. RENNER 1912 Ber. Bot. Ges. **30** 642; MONTFORT, 1922 Zeitschr. f. Bot. **14** 97.

50) Hieraus ergibt sich also die Möglichkeit, die Saugkraft eines ganzen Organs messend zu verfolgen, während die URSPRUNGschen Methoden die Saugkraft einzelner Zellen messen.

giftungserscheinungen überhaupt typisch, und tatsächlich zeigt sich auch, daß die Wurzeln von Nichthochmoorpflanzen in Sphagnumwasser nach einigen Tagen vergiftet zugrunde gehen. Hochmoorpflanzen zeigen im Gegensatz dazu in Sphagnumwasser weder Beeinflussung der Guttationsgröße, noch Vergiftungserscheinungen. Auch sekundäres Torfmoorwasser zeigt ähnliche Einflüsse auf Wurzeln und Guttation von Nichthochmoorpflanzen. Im Gegensatz dazu kann die Guttation bei Hochmoorpflanzen zwar im Experiment durch starkes Torfwasser ähnlich beeinflußt werden, wie bei Nichthochmoorpflanzen, aber am natürlichen Standort zeigt sich keinerlei ungünstige Beeinflussung von Hochmoorpflanzen, seien es Xero- oder Hygrophyten, durch das Wasser ihrer Standorte.

Als Beispiel für aktive Hydathoden seien die in den Blatthöhlen von Lathraea[51]) vorkommenden Trichome und besonders die Drüsenhaare vieler Insektivoren genannt[52]). Schon der Umstand, daß ein direkter Leitbündelanschluß zu diesen im allgemeinen nicht hergestellt ist, läßt den Wasseraustritt durch einfache Filtration hier unmöglich erscheinen. Auch kann man Wasserausscheidung sogar an abgeschnittenen Zweigen beobachten, womit der Wurzeldruck ausgeschlossen ist, und die von Ruhland[53]) untersuchten Drüsen von Statice scheiden auch dann aus, wenn man kleine, drüsenführende Fetzen von Blattepidermis auf Wasser schwimmen läßt. Die Wasserversorgung dieser Haare geschieht offenbar auf osmotischem Wege, und die Tätigkeit ihrer Zellen ist die gleiche wie bei den Parenchymzellen der Wurzel, die Wasser in die Gefäße pressen; ein Unterschied zwischen beiden ist also nur in der Lage im Pflanzenkörper gegeben; wir nennen alle Organe, die einseitig Wasser auspressen, „Wasserdrüsen".

Wir bezeichneten oben den Saft, der aus den Blattspitzen von Colocasia hervorquillt, als „Wasser". Trifft diese Benennung auch bei Colocasia zu, so stimmt sie bei anderen Hydathoden, und zwar sowohl bei passiven wie bei aktiven, durchaus nicht immer. Sehr häufig kommt z. B. ein Gehalt von kohlensaurem Kalk zur Beobachtung, der dann nach Verdunstung des Wassers einzelne Kristalle oder eine ganze Kalkkruste bildet. Beispiele liefern die Filtrationshydathoden der Saxifragaarten, deren in einer Vertiefung sich bildende Kalkschüppchen ja bekannt genug sind; von aktiven Hydathoden kommen die eben genannten Haare von Lathraea in Betracht. Bei diesen muß also das Protoplasma für Kalksalze permeabel sein, und entsprechend zeigt sich in anderen Fällen eine Permeabilität für andere Stoffe. So finden sich bei manchen Tamaricaceen und Plumbaginaceen Drüsen, durch deren Tätigkeit diese Pflanzen mit einer grauen Salzkruste überdeckt werden[54]). Die aktiven Salzdrüsen der auf kochsalzreichen Böden des Banats, Armeniens usw. heimischen Statice Gmelini untersuchte neuerdings Ruhland sehr genau mit der bemerkenswerten Fragestellung, ob sie bei der Ausscheidung gleichzeitig „Einengungsarbeit" leisten, und zeigte, daß das nicht der Fall ist, daß vielmehr das Salz in der gleichen Konzentration, in der es in der Zelle vorliegt, ausgeschieden wird; die „Absalzung" erfolgt also derart, daß eine so starke Lösung, als ohne Arbeitsleistung denkbar ist, ausge-

51) Goebel 1897 Flora **83** 444. Haberlandt 1897 Jahrb. wiss. Bot. **30** 511. Lepeschkin 1923 Ber. Bot. Ges. **41** 298.

52) Weitere Beispiele für Laub- und Blütenblätter bei Burck Proc. Akad. Amsterdam. Oct. 30. 1909.

53) 1915 Jahrb. wiss. Bot. **55** 409.

54) Marloth 1887 Ber. Bot. Ges. **5** 319. Areschoug 1904 Flora **93** 155. Schtscherbak 1910 Ber. Bot. Ges. **28** 30. Fitting 1911 Zeitschr. f. Bot. **3** 266. Ruhland zit. unter 53.

schieden wird[55]). Haare, die saure Flüssigkeiten abscheiden, sind mehrfach beschrieben, so von STAHL[56]) bei Cicer arietinum, Circaea lutetiana und Epilobium hirsutum, und in größerer Verbreitung finden sie sich bei den Insektivoren, wo die Sekretion von Säure neben der eines eiweißlösenden Enzyms stattzufinden pflegt (vgl. Kap. 14). Daß auch Brennhaare sezernieren können, zeigte ROUPPERT[57]).

Auch bei vielen Pilzen, sowohl einzelligen als auch vielzelligen, hat man Tropfenausscheidungen beobachtet, die sich nicht selten reich an organischer Substanz, z. B. Oxalsäure und Zucker erwiesen. Zuckerausscheidung findet sich außerdem bei höheren Pflanzen sehr häufig in den sog. Nektarien, die vor allen Dingen in den Blüten, doch auch in der vegetativen Region vorkommen.

Mechanik des Blutens. Wenn wir jetzt versuchen, der einseitigen Auspressung von Flüssigkeit aus Pflanzenzellen Verständnis abzugewinnen[58]), so ist es klar, daß die verschiedenen Fälle nicht alle den gleichen Ursachen zugeschrieben werden können, da das Produkt der Sekretion vom reinen Wasser bis zu recht konzentrierten Lösungen variiert. Halten wir uns zunächst an solche Zellen, die sehr substanzarme Säfte produzieren, so können wir die Annahme machen, sie besäßen ein für die in der Vakuole gelösten Körper vollkommen impermeables Protoplasma; dann ist die Frage, wie kann aus einer solchen turgeszenten Zelle einseitig Wasser ausgepreßt werden? Wie ersichtlich, ergibt sich hier dieselbe Fragestellung, die URSPRUNG bei dem Erklärungsversuch seiner inhomogenen Saugkraft entgegentrat (S. 92). Physikalisch korrekt ist nun eine Vorstellung, die wir PFEFFER[58]) verdanken. Wir stellen uns vor, eine Zelle mit elastisch gedehnter Zellhaut enthalte eine 10-proz. Zuckerlösung und stehe in Saugkraftgleichgewicht mit ihrer Umgebung. Nehmen wir nun an, der Zucker werde plötzlich zur Hälfte veratmet, so muß die Zelle Wasser abgeben, denn eine 5-proz. Zuckerlösung vermag keinen so hohen Turgordruck herzustellen wie eine 10-prozentige. Wenn aber diese Zuckerzerstörung nur an einer Seite der Zelle vor sich geht, wird auch nur an dieser die Wasserausscheidung erfolgen, und zwar so lange, als die Konzentrationsdifferenz zwischen den beiden Seiten besteht. Ein solcher Konzentrationsunterschied wäre im physikalischen Experiment nicht zu erhalten, da notwendig auf dem Wege der Diffusion ein Ausgleich stattfinden muß; wenn er also in der Pflanze hergestellt und erhalten wird, so müssen da Vorgänge eingreifen, wie sie die lebenstätige Zelle auf die Dauer jederzeit liefern kann, der physikalische Apparat nicht. Damit stimmt denn auch, daß die einseitige Wasserauspressung sofort sistiert wird, wenn wir die Reaktionen der Zellen durch Sauerstoffentziehung oder durch Chloroform denen nicht lebenstätiger, rein physikalischer Apparate annähern.

Eine andere Vermutung über die Ursache einseitiger Wasserausscheidung äußert GODLEWSKI[59]). Er nimmt fortdauernde Schwankungen der Druckhöhe an,

55) 1915 Jahrb. wiss. Bot. **55** 409. — Wenn es sich hier auch um einen aktiven Ausscheidungsprozeß handelt, so ist dieser doch nur dadurch möglich, daß die Wurzel für genügende Wasserzufuhr aus dem Boden sorgt. Wird diese, etwa durch Darbietung allzu starker Salzlösung gehemmt, so steht die Guttation unter gewaltiger Erhöhung des osmotischen Wertes der Blattzellen still (vgl. S. 30).

56) STAHL 1888 Pflanzen und Schnecken. (Jen. Zeitschr. f. Naturw.) S. 42.

57) ROUPPERT 1914 Bull. Acad. sc. Crac. 887.

58) PFEFFER 1877 Osmotische Untersuchungen. Leipzig. PFEFFER 1892 Studien z. Energetik. Abh. Kgl. Ges. d. Wiss. Leipzig **18**.

59) GODLEWSKI 1884 Jahrb. wiss. Bot. **15** 602.

indem osmotisch wirksame Substanz verschwinden und wieder neu gebildet werden soll. Bei jeder Senkung des Turgors kommt es zu einer Wasserauspressung durch Kontraktion der elastisch gespannten Zellwand, und wenn solche Kontraktionen in längeren oder kürzeren Zeiträumen aufeinanderfolgen, so macht die Zelle geradezu Pulsationen. Es ist aber nicht einzusehen, warum bei diesen Pulsationen das Wasser nur einseitig austreten sollte, auch müßte mit der Zunahme der osmotisch wirksamen Substanz das vorher ausgeschiedene Wasser wieder eingesogen werden.

Eine dritte Vorstellung berücksichtigt solche Zellen, die kein reines Wasser, sondern einen gelöste Stoffe führenden Saft ausscheiden; hierher gehört u. a. der Nektar und der zuckerreiche Blutungssaft mancher Pflanzen. Wir glauben zunächst die Anschauung ganz ablehnen zu müssen, es entstehe lokal aus oder auf der Membran der Zelle Zucker, und dieser entziehe auf osmotischem Wege der Zelle Wasser. Da es Wilson[60]) gelungen zu sein schien, durch gründliches Abwaschen dieses extrazellulären Zuckers bei manchen Nektarien und auch bei Pilobolus die Sekretion zum Stillstand zu bringen, hielt man diese Vorstellung vielfach, trotz einzelner Widersprüche bei den genannten Fällen, für bewiesen — fälschlich, denn dann müßte die Sekretion bald, wenn der disponible Zucker erschöpft ist, zum Stillstand kommen[61]). Eine Neuuntersuchung der Nektarien ist unbedingt angezeigt[62]).

Auch für einzelne Blutungsdrucke könnte man eine osmotische Saugung verantwortlich machen, die von Stoffen ausginge, die aus der Membran der Zelle oder der Gefäße entstünden. Solche Ansichten wären aber durchaus ungereimt, denn man kann nicht annehmen, daß so große Zuckermengen, wie sie aus Palmen und Agaven gewonnen werden, aus der Membran der Zellen hervorgehen; sie müssen im Innern der Zelle erzeugt worden sein. Sowie wir dann eine einseitige Permeabilität des Plasmas für Zucker annehmen, sind die Bedingungen der einseitigen Auspressung von Zuckerlösung gegeben, weil ja dadurch eine dauernde Differenz in der Konzentration des Zellsaftes an verschiedenen Seiten der Zelle gegeben ist. Wenn also die Qualitätsdifferenz der Plasmamembran an verschiedenen Stellen der Zelle in Undurchlässigkeit einerseits und partieller Durchlässigkeit andererseits besteht, kann tatsächlich ein einseitiger Flüssigkeitsaustrieb erfolgen; man beachte aber, daß dann niemals reines Wasser, sondern immer eine Lösung, die freilich stark verdünnt sein kann, herausfiltriert. Dafür, daß die ebengenannte Vorstellung zutreffend sein kann, sprechen ganz entschieden auch Erfahrungen Lepeschkins[63]) am Sporangienträger des Pilzes Pilobolus. Wird ein solcher — einzelliger — Träger, der nur an seinem oberen normalerweise in Luft ragenden Ende sezerniert, mit diesem oberen Ende in Zuckerlösung getaucht, so zeigt er geringeren Turgordruck, als wenn das untere Ende eintaucht; komplizierend tritt hier allerdings die Möglichkeit hinzu, daß nicht das Protoplasma, sondern die Zellwand am oberen und unteren Pol verschieden stark permeabel ist. — Auch Ruhland hält auf Grund seiner sehr eingehenden Studien der Ausscheidung der Staticedrüsen die Erklärung der Sekretion durch

60) Wilson 1881 Unters. Tübingen **1** 8.

61) Vgl. die sachgemäße Kritik der Wilsonschen Anschauungen durch Büsgen 1891 Honigtau. Jena. Dazu Pfeffer, Energetik, Anm. 58.

62) Ueber Sekretionsporen in den kutisierten Schichten extrafloraler Nektarien vgl. Nieuwenhuis 1914 Rec. trav. bot. néerl. **11** 291. Kenoyer 1917 Bot. Gaz. **63** 249.

63) 1906 Beih. Bot. Cbl. **19** I 409. Vgl. auch Nathansohn 1919 Kolloidchem. Beih. **11** 291.

Annahme einer örtlich verschiedenen Durchlässigkeit des Plasmas für die sezernierten Stoffe für die wahrscheinlichste.

In aller Kürze seien hier noch die Anschauungen STERNS[64]) über das Zustandekommen der Blutungssaftbewegung referiert: Er geht aus von den Potentialdifferenzen, die überall in der Pflanze auftreten, sei es infolge der verschiedenen Diffusionsgeschwindigkeit der Ionen eines Salzes, das in zwei benachbarten Zellen in ungleicher Konzentration vorkommt, sei es infolge verschiedener chemischer Prozesse beiderseits der Membran. Da nun die Membransubstanz selbst kein Isolator ist, hat die Potentialdifferenz die Bildung von „Lokalströmen" in der Membran zur Folge, die durch die Poren der Membran hindurchlaufen und durch die Membransubstanz zu ihrem Ausgangspunkt zurückkehren. Durch den Stoffwechsel der Zelle können nun, so führt STERN aus, diese Membranströme dauernd erhalten bleiben; die chemische Energie der Zelle könnte in die elektrische dieser Ströme verwandelt werden und diese dann in die mechanische Energie der Blutungssaftbewegung.

Biologische Bedeutung der Abgabe flüssigen Wassers. Die verschiedenen Vorgänge, die wir in diesem Kapitel besprochen haben, werden der Pflanze nicht alle den gleichen Nutzen gewähren[65]). Am bekanntesten ist die biologische Bedeutung der Nektarien: sie locken die Insekten an, die bei vielen Pflanzen die Uebertragung des Pollens auf die Narbe besorgen. Ebenso einleuchtend ist die Bedeutung der Sekretionstätigkeit bei den Insektivoren (Kap. 14), bei denen das Sekret die Verdauung der eingefangenen Insekten ermöglicht und vielfach auch nur dann auftritt, wenn es Gelegenheit hat, zu wirken. Schwieriger sind die anderen oben besprochenen Fälle biologisch zu deuten. Wenn mit der Wasserausscheidung reichliche Abgabe von Kochsalz oder kohlensaurem Kalk verbunden ist, so wird man wohl annehmen können, die Pflanze entledige sich überflüssiger oder gar schädlicher Substanzen. Nach STAHL arbeiten die meisten Kräuter, nicht aber z. B. die Stammsukkulenten, mit Hydathoden, und es gelang unserem Autor, durch Kultur in trockener Luft die Guttation zu unterdrücken und Krankheitserscheinungen auszulösen. Den überflüssig aufgenommenen Kalk finden wir bei vielen Pflanzen innerhalb des Körpers deponiert, entweder in den Zellen als Oxalat, oder in der Membran als Karbonat, und es zeigt sich, daß häufig Pflanzen, die Kalksalze ausscheiden, kein Oxalat im Innern deponieren. Das gilt nach STAHL für Gräser und Schachtelhalme, und bei Statice oder Armeria kann man nach RUHLAND keine Kalkoxalatbildung in den Zellen erzwingen, weil sie neben Kochsalz und anderen Salzen auch massenhaft Calciumkarbonat sezernieren. — Das Kochsalz kann, wie noch zu zeigen sein wird, auch direkt schädlich wirken, und da bei ihm die Festlegung des wirksamen Bestandteiles, des Chlors, nicht durch Herstellung einer unlöslichen Verbindung erzielt werden kann, so begreift man den Vorteil, den seine Ausscheidung gewährt. Frappieren muß dabei allerdings der Nachweis von MONTFORT[66]), daß die von ihm untersuchten Salzpflanzen nie durch Wasserspalten guttieren. Für diejenigen unter ihnen, die sich des überschüssigen Salzes nicht durch aktive Drüsen (Absalzung) entledigen können, bleibt, da sie ja

64) 1919 Zeitschr. f. Bot. **11** 561. NATHANSOHN zit. unter 63.

65) E. STAHL 1920 Flora **113** 1. Vgl. auch v. d. WOLK 1920 Naturwissensch. Wochenschr. N. F. **19** 645.

66) 1922 Zeitschr. f. Bot. **14** 153. Im Gegensatz zu den Halophyten guttieren nach MONTFORT fast alle Pflanzen der primären und sekundären Torfmoore an ihren natürlichen Standorten, und falls das unterbleibt, ist es nicht Folge physiologischer, sondern physikalischer Trockenheit.

(S. 85) stark transpirieren, soviel ich sehe, nur übrig, anzunehmen, daß sie Salz nur insoweit aufnehmen, als sie es zur Erzielung der nötigen Saugkräfte müssen, im übrigen aber imstande sind, das Salz aus ihren Zellen fernzuhalten.

Ganz andersartig ist der Nutzen, den die Ausstoßung reinen Wassers mit sich bringen kann. Hier kann die Fortschaffung von Wasser aus dem Pflanzenkörper so wenig das Ziel des Vorganges sein, wie bei der Transpiration. Wenn wir die Bedeutung dieser zum Teil in einer Beschleunigung der Nährsalzwanderung erblickten, so werden wir die Tropfenausscheidung als ein Phänomen betrachten müssen, das die Transpiration ersetzt, zumal wo diese aus äußeren Gründen unmöglich ist. — Nach Stahl guttieren sehr lebhaft raschwüchsige, darum nährsalzbedürftige, einjährige oder winterannuelle Kräuter, im Gegensatz zu Stauden oder zu Parasiten; von einheimischen Hölzern wohl nur solche wie die Weide, denen viel Wasser zur Verfügung steht, während in wasserreichen Tropengebieten auch viele hochstämmige Lianen guttieren. Dauernd ist die Transpiration bei submersen Wasserpflanzen unmöglich, für die vielfach Wasserausscheidung konstatiert ist[67]); vorübergehend wird bei vielen Landpflanzen in den Nacht- und Morgenstunden durch die Dampfsättigung der Luft die Transpiration verhindert, und zu diesen Zeiten pflegt dann auch die Tropfenausscheidung sichtbar zu werden. Immerhin können sich nur Pflanzen mit sehr reichlicher Wasserversorgung erlauben, so verschwenderisch mit diesem Stoff umzugehen, zumal Kräuter schattigster Standorte (soweit sie nicht mykotroph sind; Kap. 18). Wird die Ausscheidung flüssigen Wassers durch die Hydathoden in geeigneter Weise unmöglich gemacht, so tritt vielfach Injektion der Interzellularen in den Blättern auf; trotz der Angaben von Lepeschkin[68]), der durch eine solche Wasserfüllung die Tätigkeit der Blätter nicht geschädigt fand, wird man in der Verhinderung einer derartigen Injektion durch die Hydathodentätigkeit noch immer einen Vorteil für die Pflanze erblicken dürfen.

Aber auch da, wo es zu einer Wasserausscheidung nicht kommt, kann der Blutungsdruck für die Pflanze nützlich sein; so hat man z. B. nachweisen können, daß die Entfaltung der Knospen im Frühjahr sehr wesentlich durch den Wurzeldruck gefördert wird.

---

6. Kapitel.

Die Leitung des Wassers II.

Um die Kräfte, die das Aufsteigen des Wassers bis in den Gipfel hoher Bäume ermöglichen, beurteilen zu können, ist es zweckmäßig, zunächst über Richtung, Menge, Geschwindigkeit und Höhe des ge-

67) Weinrowski 1899 Fünfstücks Beitr. 3. Vgl. auch Pond 1905 U. S. Fish. Commission Report for 1903 S. 483. Washington. Ueber die sog. Hydropoten an Schwimmblättern von Wasserpflanzen, die früher als wasseraufnehmende Organe gedeutet wurden, aber de facto Wasseraustrittsstellen sein sollen, vgl. Riede 1921 Flora 114 1.

68) Lepeschkin 1902 Flora 90 42.

hobenen Wassers Vorstellungen zu gewinnen. Die Richtung, in der sich das Wasser bewegt, ist freilich für die gewöhnlichen Fälle die Richtung von der aufnehmenden Wurzel zu den abgebenden Blättern. Es ist aber wichtig, zu erfahren, daß die Strömung auch umgekehrt verlaufen kann; demnach fehlen besondere Vorrichtungen im Innern der Gefäße, die eine Wasserbewegung nur in einer Richtung ermöglichen. Diese schon Hales bekannte Tatsache wird bewiesen durch einen Versuch, den Strasburger[1]) an Rotbuchen ausgeführt hat. Ein Stamm, der oben mit einem Nachbarstamm verwachsen war und bis unten reichlich beblätterte Seitenzweige trug, wurde am unteren Ende durchschnitten; es waren somit seine Zweige ganz auf das Wasser angewiesen, das der Nachbarbaum aufgenommen hatte; zu den basalen Zweigen konnte sich aber das Wasser nur in der Richtung von oben nach unten bewegen. Alle diese Zweige blieben aber selbst nach Jahren[2]) vollkommen frisch; das beweist, daß auch die Menge des Wassers, die in verkehrter Richtung strömte, eine ausreichende war.

Menge des gehobenen Wassers. Ueber die Menge des Wassers, die normalerweise in einem Baumstamm geleitet wird, gibt die Größe der Transpiration Aufschluß. Freilich keinen genauen, denn ein Blick auf die welken Blätter der Pflanzen am Abend eines heißen Sommertages zeigt deutlicher als ein Experiment, daß da mehr verdunstet ist, als zugeleitet wurde. Wenn aber am nächsten Morgen die Blätter von neuem straff geworden sind, so müssen sie während der Nacht das Defizit gedeckt haben; man wird also die Wassermenge, die während 24 Stunden transpiriert wird, im allgemeinen ungefähr der in derselben Zeit gehobenen gleichsetzen dürfen. Sie wäre mit ihr identisch, wenn sich nachweisen ließe, daß der Holzkörper eines Baumes in seinem Wassergehalt keine Schwankungen zeigt; das ist indes nicht der Fall[3]).

Die Transpirationsgröße eines Baumes läßt sich ferner nur ungenau ermitteln, und selbst wenn wir die Zahl und den mittleren Durchmesser der Gefäße kennen, so wissen wir nicht, wie viele von ihnen an der Wasserleitung beteiligt sind. Tatsache aber ist, daß bei den gewöhnlichen Bäumen von vornherein das sog. Kernholz für die Wasserleitung wegfällt, denn hier sind die Gefäßlumina durch Thyllen und andere Verstopfungen unwegsam gemacht. Dementsprechend genügt bei typischen Kernholzbäumen (wie z. B. der Eiche) ein Einschnitt, der den ganzen Splint durchsetzt, um die Wasserleitung zu sistieren. In manchen Fällen ist die Splintschicht so schmal, daß sie schon bei einfacher Rindenringelung beschädigt und wasserleitungsunfähig wird (Rhus typhina). Es gibt aber auch Bäume, die kein Kernholz ausbilden, und dann vielfach auch in älteren Holzteilen leitend bleiben. Dahin gehört die Linde, und nur so erklärt sich ihre oben S. 94 erwähnte langjährige Widerstandskraft nach dem Ringel-

1) Strasburger 1891 Bau und Verrichtungen der Leitungsbahnen S. 936.
2) Strasburger 1893 Ueber das Saftsteigen (Histol. Beitr. 5). Jena. Vgl. auch die Versuche Renners in Ber. Bot. Ges. 1912 **30** 576.
3) Büsgen 1911 Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen **43** 137. Das Minimum an Wasser scheint im Baumstamm im Herbst zu liegen; dann nimmt die Wassermenge zu und erreicht im Laufe des Winters das Maximum. Gerade im Sommer aber sind nicht nur Differenzen zwischen Tag und Nacht gefunden, sondern es zeigen sich auch Schwankungen, die mit der Feuchtigkeit der Umgebung in Zusammenhang stehen (vgl. S. 121).

schnitt; bei einem gewöhnlichen Kernbaum wird der unter einer Ringelstelle gelegene Splint rasch zerstört sein und der Gipfel wird dann abdorren. Wenn nun zwischen Kern und Splint eine scharfe Grenze existierte, und wenn man den ganzen Splint als gleich gut leitend, den ganzen Kern als gar nicht leitend betrachten dürfte, dann ließen sich noch annähernde Schätzungen über den Querschnitt des tatsächlich leitenden Teiles im Holzkörper ausführen. Der Uebergang erfolgt aber ganz allmählich, und nicht selten fangen schon im 2. oder 3. Jahresring Thyllen an, die Gefäßlumina zu verstopfen [Robinia[4])]. Im allgemeinen leitet also der jüngste Jahresring am besten, und die Leitfähigkeit nimmt nach dem Zentrum zu immer mehr ab[5]).

Geschwindigkeit der Wasserbewegung. Sachs[6]) ließ die Pflanzen Lithiumsalpeter durch die Wurzeln aufnehmen, der, ohne giftig zu wirken, sehr rasch das Plasma durchdringt und in den Gefäßbahnen mit derselben Geschwindigkeit sich bewegt wie das Wasser selbst. Da Lithium für gewöhnlich nicht in der Pflanze vorkommt, aber auf spektralanalytischem Wege auch in kleinsten Spuren nachzuweisen ist, konnte die Geschwindigkeit seines Aufstieges bequem verfolgt werden. Einige „Steighöhen pro Stunde", die Sachs so ermittelte, sind nachfolgend zusammengestellt:

Acacia lophanta	154,0 cm
Nicotiana Tabacum	118,0 „
Musa sapientum	100,0 „
Cucurbita Pepo	63,0 „
Podocarpus macrophylla	18,7 „

Es ist sicher, daß mit diesen Zahlen weder nach unten noch nach oben zu die extremen Größen erreicht werden.

Die Höhe endlich, bis zu welcher Wasser gehoben werden muß, ist bei gewissen Bäumen eine recht beträchtliche; besonders berühmt als Riesen der Pflanzenwelt sind Eucalyptus amygdalina mit 155 m und Sequoia gigantea mit 102 m[7]) Höhe; an sie schließen sich unter den Einheimischen die folgenden an: Abies pectinata und Picea excelsa (50 m), Fagus silvatica (44 m), Platanus und Fraxinus (30 m).

Diese Betrachtungen führen also zu dem Resultat: daß gar nicht daran zu denken ist, der Strömung des Wassers in der Weise näherzutreten, wie der Physiker an ein derartiges Problem herantritt, denn es fehlen dazu einige der wichtigsten Größen. Bei vielen bisherigen Erklärungsversuchen hat man sich in der Regel damit begnügt, nachzuweisen, daß Wasser durch die supponierten Kräfte bis zur notwendigen Höhe gehoben werden könne; ob aber die in der Zeiteinheit gehobene Wassermenge genügt, um den Transpirationsverlust zu decken, wurde nicht sichergestellt.

Wenn wir uns nach diesen Vorbemerkungen auf eine nähere Besprechung der Bedingungen für das Wassersteigen einlassen, so kann

4) Wieler 1888 Jahrb. wiss. Bot. **19** 82.

5) Ueber spezifisch verschiedenen Bau verschiedener Hölzer mit Rücksicht auf die Leitfähigkeit verschiedener Jahresringe vgl. auch Holmes 1918 Ann. of Bot. **32** 553; 1919 **33** 255; 1921 **35** 251.

6) Sachs 1878 Arb. Würzburg **2** 148. Vgl. auch Mac Nab 1871 Transact. Bot. Soc. Edinburgh **11** 45. Pfitzer 1877 Jahrb. wiss. Bot. **11** 177. — Bei kritischer Versuchsanordnung kann dabei der „Auftrieb", den eine spezifisch leichtere in einer spezifisch schwereren Flüssigkeit erfährt, schon weil die Gefäße zu eng sind, keine Rolle spielen. Ursprung 1916 Ber. Bot. Ges. **34** 419.

7) Büsgen 1912 Hdwb. d. Naturwissensch. **1** 876.

es sich nur um kritische Auseinandersetzungen handeln, die auf Vollständigkeit keinen Anspruch machen [8]).

Bedeutung des Wurzeldruckes. Zunächst könnte das Wasser durch eine in der Wurzel wirkende Druckkraft in die Höhe gehoben werden; daß der Blutungsdruck in diesem Sinne wirken muß, ist ja klar. Es fragt sich nur, ob die Größe dieses Druckes ausreichend ist, um Wasser in den Gipfel der Bäume zu treiben, und ob die Menge des von der Wurzel gelieferten Wassers annähernd ausreicht, um die Transpirationsverluste zu decken. In bezug auf die letzte Frage liegen Versuche von Sachs [9]) vor. Er verglich die Menge des Blutungssaftes, der in bestimmter Zeit aus dem Wurzelsystem krautiger Pflanzen ausfloß, mit der Wassermenge, welche der abgeschnittene und in Wasser stehende Sproß in der gleichen Zeit einsaugte. Eine Wurzel von Nicotiana latissima lieferte in 5 Tagen ca. 16 ccm Blutungssaft; ihr Sproß aber nahm 200 ccm Wasser auf. Ein ähnliches Mißverhältnis ergab sich auch in anderen Fällen, und durch eingehende Versuche, auf die früher schon hingewiesen ist (S. 100), hat Jost [10]) dann festgestellt, „daß der Stumpf einer Pflanze stets, auch bei Steigerung der Leistung durch Luftpumpensaugung, viel weniger Wasser ausscheidet, als der ins Wasser gestellte Gipfel aufnimmt und der intakte Gipfel verbraucht". Es ist also nicht daran zu denken, daß die „aktive Saugung" der Wurzel unter allen Umständen ausreicht, das bei der Transpiration verloren gehende Wasser zu ersetzen [11]). Was nun den Blutungsdruck betrifft, so können wir — abgesehen von dem lokalen Blutungsdruck (S. 100), der ja hier ganz außer Betracht bleiben muß — als Extrem die Angabe Wielers [12]) betrachten, nach der bei einer Birke ein Druck von 104 cm Quecksilber, also $1^1/_2$ Atmosphären, entwickelt wurde. Ein solcher Druck könnte, wenn wir vom Reibungswiderstand in den Gefäßen ganz absehen, Wasser auf 15 m Höhe treiben, er würde also nicht genügen, um die Spitzen des bis zu 25 m Höhe wachsenden Baumes zu versorgen. Nun ist aber in anderen Fällen, und oft gerade bei hohen Bäumen [Koniferen, Morus, Fraxinus, Acer pseudoplatanus [12])] ein Blutungsdruck gefunden worden, der nur 12, 21, 313 mm beträgt; außerdem ist noch besonders zu berücksichtigen, daß der maximale Druck nur im Frühjahr, ehe die Belaubung erscheint, nachweisbar ist. Später, bei lebhafter Transpiration, herrscht im Innern des Baumes gewöhnlich ein Druck, der geringer als Atmosphärendruck ist, ein (fälschlich) sog. negativer Druck. Und selbst bei krautigen Pflanzen trifft das zu, denn v. Höhnel [13]) sah an Gräsern, die in den Morgenstunden infolge Ueberfüllung ihres Gefäßsystems Wasser in Tropfenform ausschieden, in den Mittagsstunden, bei lebhafter Transpiration. einen ansehnlichen „negativen" Druck. Darum können wir dem Blutungsdruck keine fundamentale Bedeutung bei

---

8) Zusammenfassende Darstellungen des Problems bei Copeland 1902 Bot. Gaz. **35** 161. Errera 1907 Cours de physiol. moléculaire. Bruxelles. (Rec. Inst. Errera **7**.) Ursprung 1907 Biol. Cbl. **27** 1. 1911 Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Solothurn **1**. Dixon 1901 Progressus rei bot. **3** 1. Renner, Hdwb. d. Naturwissensch. **10**.

9) Sachs' Versuche sind mitgeteilt durch de Vries 1973 Arb. Würzburg **1** 288.

10) 1916 Zeitschr. f. Bot. **8** 1.

11) Zu bedenken ist allerdings, daß mit dem Abschneiden des Sprosses Veränderungen in der Wurzel eingetreten sein können. Man vgl. hierzu Darbishire 1905 Bot. Gaz. **39** 356, u. Jost, Anm. 10.

12) Wieler 1893 Cohns Beitr z. Biologie **6** 1.

13) v. Höhnel 1879 Jahrb. wiss. Bot. **12** 47.

der Wasserleitung zuschreiben; wo er vorhanden ist, muß er freilich mit zur Hebung des Wassers beitragen.

Saugung des Sprosses. Wenn demnach das Wasser nicht durch Druck von unten her in die Höhe gepreßt wird, so muß eine Kraft am oberen Ende der Pflanze das Wasser in die Höhe saugen, sei es rein mechanisch, sei es daß sie auch die aktive Wurzelsaugung irgendwie anregt[14]). Eine solche Saugkraft haben wir schon kennen gelernt. Wir sahen, daß durch die Transpiration die Sättigung der Zellen aufgehoben wird. Je größer die Turgorsenkung, desto größer die Saugkraft der Zelle. Wenn wir transpirierende Sprosse einer langen Glasröhre luftdicht anfügen und dann die mit Wasser gefüllte und mit dem unteren Ende in Quecksilber eintauchende Glasröhre aufrichten (Fig. 19), so fährt der Zweig fort, Wasser mit seiner Schnittfläche aufzunehmen, und in dem Maße, als dieses aus der Glasröhre verschwindet, tritt Quecksilber an seine Stelle. Die Steighöhe des Quecksilbers dient uns dann direkt als Maß für die Größe der Saugkraft.

Fig. 19.

Meistens verläuft der Versuch, wenn er in so einfacher Form, wie Fig. 19 zeigt, ausgeführt wird, unbefriedigend: Zumal bei der Verwendung der Zweige dikotyler Laubhölzer — bessere Ergebnisse hat man mit Nadelholzzweigen[15]) — tritt, sobald das Quecksilber eine gewisse Höhe erreicht hat, Luft in Bläschen aus der Schnittfläche nach unten aus, sammelt sich oben im Steigrohr und der Versuch ist zu Ende. Lindner[16]) benutzte zur genaueren Untersuchung eine wassergefüllte, umgekehrte U-Röhre, an deren einem Ende der Zweig in umgekehrter Stellung saugte, deren anderes Ende in Quecksilber tauchte und an deren höchster Stelle ein kleines, zuerst gleichfalls mit Wasser gefülltes Gefäß angeschmolzen war, in dem das austretende Gas sich ansammelte, und konnte feststellen, daß das Gas aus den zentralen, älteren Jahresringen austrat; je stärker sich unter dem Einfluß der zunehmenden Saugung die in diesen vorhandene Luft ausdehnte, um so mehr Gefäße wurden entleert und ihre Wandung dadurch für Luft wegsam, die von außen durch Spaltöffnungen

14) Jost l. c. Montfort 1921 Jahrb. wiss. Bot. **60** 184.
15) Näheres bei Jost, Anm. 10.
16) Lindner 1916 Cohns Beitr. z. Biologie **13** 1.

und Lenticellen eindrang. Schließlich saugten nur noch die Gefäße der jüngsten Jahresringe und das Quecksilber stieg nur so lange, als die Saugung mehr Wasser aus dem Saugrohr entnahm, als Luft aus der Schnittfläche austrat, langsam weiter, um schließlich zu sinken.

Nach dieser Abschweifung kehren wir zur Saugung, als rein physikalischem Prozeß, zurück und wollen sie auch zuerst an einem physikalischen Apparat studieren. Wir verwenden eine oben glockenförmig erweiterte Glasröhre, die mit Pergamentpapier verschlossen und mit Wasser gefüllt ist (Fig. 20); ihr unteres Ende taucht in Quecksilber. Das Pergamentpapier verliert durch Verdunstung sein Quellungswasser und saugt dafür aus dem Rohr Wasser an; dieses wird durch Quecksilber ersetzt. Da auf der Außenseite der Membran Atmosphärendruck, auf der Innenseite aber ein um das Gewicht der Wasser- bzw. später der Quecksilbersäule verminderter Atmosphärendruck herrscht, wird, wie im Versuch Fig. 19, durch gewöhnliches Pergamentpapier Luft ins Innere eindringen, zwischen Membran und Wasser sich ausbreiten und somit einer weiteren Hebung von Quecksilber ein Ziel setzen. Askenasy [17]) hat das Pergamentpapier durch einen Gipsblock ersetzt, der in feuchtem Zustande für Luft weniger permeabel ist. Wenn dann, in dem Maße als das Quecksilber höher und höher steigt, der Ueberdruck im Innern des Apparates größer und größer wird, wird, gerade wie unter der Luftpumpe, Luft aus dem Wasser entweichen und ebenfalls ein weiteres Steigen hindern. Nimmt man aber ausgekochtes Wasser, so bekommt man ganz bedeutende Steighöhen; in Versuchen Askenasys [18]) z. B. stieg bei 73,5 cm Barometerstand das Quecksilber im Steigrohr auf 89 cm.

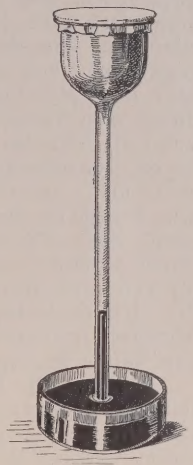


Fig. 20.

Hulett [19]) hat den Gipsblock durch eine poröse Porzellanplatte ersetzt, in die ein Niederschlag von Ferrocyankupfer eingelagert war. Dadurch wurde die Luftdurchlässigkeit sehr herabgesetzt, und dementsprechend stieg das Quecksilber in der Glasröhre bis auf 37,7 cm über den Barometerstand.

Steighöhe. Diese den Barometerstand übertreffenden Steighöhen sind auf den ersten Blick überraschend, weil sie anscheinend der Lehre vom Torricellischen Vakuum widersprechen [20]).

Kohäsion des Wassers. Wenn wir an Stelle des verdunstenden Gipsblockes eine Luftpumpe saugen ließen und die Steigröhre anfangs mit Luft erfüllt wäre, dann würde freilich mit Erreichung der dem Atmosphärendruck entsprechenden Steighöhe ein Vakuum entstehen müssen. Zu der Bildung eines solchen in unserem Versuch dagegen

17) Askenasy 1895 Verhandl. des Naturhist.-med. Vereins Heidelberg (N. F.) 5.
18) Askenasy 1896 ebenda.
19) Hulett 1903 Zeitschr. physik. Chemie **42** 353.
20) Vgl. die theoretischen Auseinandersetzungen bei Helmholtz 1873 Pogg. Ann. **150** 492; Reinganum 1896 Annalen d. Physik (Wiedemann) N. F. **59** 764; Nernst, Theoret. Chemie 3. Aufl. S. 165; Hulett 1903 zit. 19.

müßte erst die Adhäsion zwischen Wasser und Gipsblock, Wasser und Glaswand oder die Kohäsion der Wasserteilchen überwunden werden. Daß es sich bei der Adhäsion um gewaltige Kräfte handelt, ist bekannt genug, dagegen hat man die Kohäsion des Wassers auf Grund älterer physikalischer Experimente früher unterschätzt, und es ist ein großes Verdienst von Askenasy und Dixon, auf die wirkliche Größe derselben aufmerksam gemacht zu haben. Nach Dixons [21]) Versuchen berechnet sie sich auf mehr als 200 Atm. Für die in der Pflanze gegebenen Verhältnisse ist der von Steinbrinck [22]) mit Hilfe seines „Ueberhebers" erbrachte Nachweis von Interesse, daß auch bei lebhaft strömender Flüssigkeit eine beträchtliche Kohäsion nachzuweisen ist. Ein gewisser Gehalt von gelöster Luft vernichtet die Kohäsion nicht sofort, aber von den meisten Forschern wird hervorgehoben, daß ein Reißen gespannter Wassersäulen um so leichter verhindert wird, je besser die Luft aus ihnen entfernt ist. Dixon [23]) allerdings fand den oben genannten Wert für die Kohäsion unter Anwendung von mit Luft gesättigtem Holzsaft. Eingehende Versuche über die Kohäsion des Wassers verdanken wir Ursprung [24]). Ihm diente zum Verschluß des Steigrohres ein sorgfältig durch Auskochen von Luft befreites Stückchen Koniferenholz, das sich besser bewährte, als die zunächst verwendeten Filterkerzen. Als Steigflüssigkeit diente stundenlang ausgekochtes destillierter Wasser. So erreichte Ursprung eine Steighöhe des Quecksilbers bis zu 135 cm über den Barometerstand. Riß endlich das Wasser, so erfolgte das nicht durch Aufhebung seiner Kohäsion, sondern durch Blasenbildung am oder im Holz, das als Verschluß diente. Nach Ursprung ist die Hebekraft der Menisken, die sich in kleinen Spalten oder Interzellularen, ja vielleicht in den Mizellarinterstitien finden, zu klein, um so starken Saugungen Widerpart halten zu können.

Da nun die Quantitätsfrage, wie oben gesagt, bei der Wasserleitung in erster Linie in Frage kommt, sind Ursprungs Angaben über die Steiggeschwindigkeit auch von großer Bedeutung. In einem Versuch stieg das Quecksilber in 5 Minuten um 102 cm, dann aber mit Vergrößerung der Zugspannung langsamer, da die Dampfspannung des Wassers mit steigender Spannung abnimmt. Schließlich muß auch ohne Blasenbildung und ohne daß der Filtrationswiderstand erheblich ist, das Steigen aufhören; bei stärkerem Filtrationswiderstand ist die Steiggeschwindigkeit schon bei geringerer Steighöhe praktisch gleich Null. Durch solche Versuche wird jedenfalls auch die Kohäsion des strömenden Wassers ad oculos demonstriert; bei verhinderter Transpiration kann solche Zugspannung sehr lange erhalten bleiben. Bei Verwendung von Blutungssaft an Stelle des ausgekochten Wassers konnte Ursprung so große Steighöhen nicht erzielen, doch ist zu bedenken, daß in der Pflanze wohl die kapillaren Dimensionen der Gefäße das Reißen der Flüssigkeitssäulen erschweren.

In weiteren Versuchen zeigte derselbe Forscher, daß auch beim Aufsetzen von Lebensbaumzweigen unter Anwendung geeigneter Maßregeln um das oben erwähnte Luftdurchschlagen möglichst zu verhindern, das Quecksilber bis zu oder über Barometerhöhe gehoben

21) Dixon 1909 Proc. R. Soc. Dublin; Progressus rei bot. 4 39.
22) Steinbrinck 1906 Jahrb. wiss. Bot. **42** 579.
23) Dixon and Joly 1894 Ann. bot. **8** 468.
24) Ursprung 1913 Ber. Bot. Ges. **31** 388 (hier ältere Lit.) u. 1915 **33** 253.

werden kann, und noch bessere Ergebnisse hatte bei solcher Versuchsanordnung Jost [25]). Es muß noch nachgetragen werden, daß bereits in älteren Versuchen Böhms [26]), in denen ebenfalls durch transpirierende Thujasprosse, die in ein wassergefülltes, mit Quecksilber abgeschlossenes Steigrohr tauchten, das Quecksiber über Barometerhöhe gehoben wurde, da „wenn das Quecksilber fallen soll, die Kohäsion des Wassers überwunden werden muß".

Besonders wichtige Versuche führte weiter Ursprung [27]) aus, indem er lebende oder tote Sprosse von Pflanzen mit langen Gefäßen, zumal Lianen, wie die Waldrebe oder auch Kornelkirschenzweige in Quecksilber stellte und dies in ihnen emporsaugen ließ; die Steighöhe und Steiggeschwindigkeit der aufsteigenden Quecksilberfäden konnte mittels Röntgenbestrahlung unter Anwendung eines Baryumplatincyanürschirms festgestellt werden. Bei der Kornelkirsche, einem schon von v. Höhnel in ähnlichen Versuchen verwendeten Objekte, konnte er Zugspannnungen bis zu 2 Atm. (unter Berücksichtigung der Kapillardepression des Quecksilbers und des Barometerstandes) errechnen. Und da durch Luftdruckunterschiede das Quecksilber nicht so hoch gehoben werden kann, kann für die große Steighöhe in transpirierenden Zweigen nur der negativ gespannte Gefäßinhalt verantwortlich gemacht werden. Auch war nachzuweisen, daß solche Steighöhen längere Zeit bestehen bleiben können.

Jost untersuchte auch den Gang der Wasseraufnahme seitens lebender Koniferenzweige bei negativem Drucke, wobei also ein Quecksilberzug von mehr als 76 cm überwunden werden muß, und fand, daß negative Drucke von 15 bis 25 cm die Wasseraufnahme während mehreren Stunden nicht wesentlich vermindern können (während Unterdrucke von Null Atmosphären oder Druckvermehrung um 1—2 Atm. nur eine vorübergehende Verminderung bzw. Vermehrung der Wasseraufnahme bedingen).

Um nun zu ermitteln, ob wirklich die Kohäsion des Wassers ausreicht, um solchen Zugspannungen, wie sie im Steigrohr oder in den Gefäßen beobachtet worden sind, standzuhalten, muß sie gemessen werden; indem wegen älterer daraufhin gerichteter Versuche auf die Literatur verwiesen werden muß, seien hier noch einige neuere Untersuchungsergebnisse mitgeteilt, welche Ursprung [28]) und Renner [29]) bei Studien mit Farnsporangien erhielten. Diese Sporangien besitzen einen Ring von Zellen, deren Lumina mit Wasser gefüllt sind, und im selben Maß, als dies Füllwasser schwindet, sei es durch Verdunstung, sei es unter dem Einfluß der osmotischen Saugung nicht merklich permeierender Lösungen, in welche die Sporangien eingelegt werden, wird die dem Füllwasser adhärierende dünne Außenwand der Ringzellen nach innen gesaugt, bis sie endlich von dem Wasser abreißt, wobei das bekannte Springen der Sporangien erfolgt. Dies Abreißen wird erfolgen in dem Augenblick, in dem die Kohäsion des Wassers oder, was immer noch strittig ist, die Kohäsion noch nicht, sondern die Adhäsion desselben an der Wand überwunden ist. Jedenfalls aber liefert die Saugkraft der Lösung, in welcher Springen erfolgt, ein Maß für die Kohäsion, mit der Einschränkung, daß nur Minimalwerte für sie erhalten werden.

Ursprung fand nun, daß in 3,1-mol. Rohrzuckerlösungen, die eine Saugkraft von etwa 300 Atm. entwickeln die Sporangien springen. — Nach einer anderen Methode kann man auch so vorgehen, daß man die Sporangien untersucht, während sie sich im Luftraum kleiner Glasschälchen befinden, an deren Boden sich Flüssig-

25) 1916 Zeitschr. f. Bot. **8** 1.
26) Böhm 1893 l. c. **11** 211.
27) Ursprung 1916 Ber. Bot. Ges. **34** 475.
28) Ursprung 1915 Ber. Bot. Ges. **33** 153.
29) Renner 1915 Jahrb. wiss. Bot. **56** 617.

keiten von bekanntem Dampfdruck, etwa Schwefelsäure von bekannter Konzentration befindet und ermittelt, bei welchem Dampfdruck der Luft das Reißen erfolgt; das war in URSPRUNGS Versuchen über Schwefelsäure von 1.2 spez. Gew. der Fall, was auf eine Zugspannung von reichlich 300 Atm. schließen läßt.

Zu ganz ähnlichen Ergebnissen kam RENNER. Mittels der Rohrzuckermethode fand er, daß in Rohrzuckerlösungen, die einen Druck von 200 Atm. entwickeln, die Sporangien noch nicht springen und mittels Messung der Dampfspannung springender Ringzellen, die im Gleichgewicht ist mit der Dampfspannung über einer bestimmten Lösung, ermittelte er, daß über gesättigter Kochsalzlösung, die einen Druck von 370 Atm. entwickelt, immer noch nicht alle Sporangien springen.

Wir können also die Kohäsion des Wassers auf mindestens 350 Atm. veranschlagen. Sie reicht unter allen Umständen aus, um die biologischen Erscheinungen, die wir kennen gelernt haben, zu erklären.

Kohäsionsspannungen[30]) treten aber nicht nur in toten Gefäßen, sondern auch in lebenden Zellen ein, wenn sie so weit welken, daß Schrumpfelung ihrer Membran eintritt. Bei dünner Wand berechnet sie HOLLE nur auf wenige, bei derberer Wand auf etwa 20 Atm. Es ist, wie schon früher (S. 92) gesagt, klar, daß dann, wenn lebende Zellen, die als Wasserspeicher fungieren, Wasser an lebende Nachbarzellen abgeben, von diesen nicht nur die Saugkraft des lebenden Inhaltes der Wasserspeicher, sondern, sobald deren Wand zu schrumpfeln beginnt, und falls der Inhalt von der Wand nicht abreißt, auch der Widerstand, den die Wände dem Schrumpfeln entgegenstellen, überwunden werden muß. — Besonders interessant ist aber das Verhalten von Wasserspeichern, die aus toten Zellen bestehen. Sind solche Zellen durch Löcher in ihrer Wand mit der Außenwelt in Kommunikation, so treten natürlich keine Zugspannungen unter dem Einfluß der Saugung der Nachbarzellen auf. In anderen Fällen aber muß, sobald die Speicherzellen sich nicht weiter deformieren, ihr Inhalt von der Wand abreißen, und es ist sehr wichtig, zu konstatieren, daß solches Abreißen bei verschiedenen Objekten unter der Wirkung sehr verschiedener Zugkräfte in die Erscheinung tritt.

So tritt nach HOLLE in den Speichertracheiden der Nepenthesblätter das Abreißen schon ein, wenn die Saugkraft der lebenden Nachbarzellen erst wenige Atmosphären beträgt, während in anderen Fällen — wir haben das ja z. B. bei den Farnsporangien gesehen —, wo die Abgabe von Wasser an lebende Zellen nicht der Zweck ist, das Abreißen erst unter dem Einfluß viel stärkerer Kräfte vor sich geht. So auch in manchen Haaren, etwa denen des Wollkrautes, erst bei einem Zug, der ca. 100 Atm. beträgt.

Worauf es beruhen mag, daß die Ablösung des Inhalts je nach den Objekten unter so verschieden starken Kräften erfolgt, diskutiert RENNER[31]). Falls die Ueberwindung der Adhäsion des Füllwassers an der Wand oder die Durchlässigkeit der Wand für Luft, die eventuell von den lebenden aufnehmenden Zellen abgeschieden werden könnte, dafür verantwortlich ist, muß man verschiedene Qualität der Membran der Wasserspeicher annehmen. Mit dieser Erkenntnis ausgerüstet, werden wir später bei Besprechung der Leitungsbahnen auf solche Fragen zurückkommen.

30) HOLLE 1915 Flora **108** 73.
31) RENNER 1915 Jahrb. wiss. Bot. **56** 117.

Wir kehren jetzt zur Frage des Saftsteigens zurück, und nehmen an, die Parenchymzelle eines Blattes grenze mit der einen Fläche direkt an einen Interzellularraum, und das Gefäß, an das sie auf der anderen Seite anstößt, sei mit Wasser gefüllt, tauche am unteren Ende in Quecksilber, und seine Wand sei für Luft impermeabel. Wenn dann mit dem Beginn der Transpiration der Zellsaft sich konzentriert, dann wird er Wasser aus dem Gefäß aufnehmen und das Quecksilber muß steigen. Es fragt sich nun wie hoch? Stellen wir uns z. B. vor, das Quecksilber sei auf eine gewisse Höhe gestiegen, dann wird es von der mehr oder minder entspannten Zelle gehalten und übt eine Saugung auf sie aus, ganz ebenso, wie wenn wir einseitig eine osmotisch wirkende Lösung der Zelle genähert hätten. Wenn nun die Höhe des Quecksilbers noch größer wird, so kommt schließlich ein Moment, in dem diese Saugung ebenso groß ist, wie die Saugkraft der entspannten Zelle. Und wenn dieser Punkt überschritten ist, so muß das Quecksilber wie eine plasmolysierende Lösung wirken. Nun ist aber der osmotische Wert bei Grenzplasmolyse im Blattparenchym ein recht hoher; EWART [32]) fand ihn oft zu 6, 8 oder gar 10 Proz. KNO_3. Im letzteren Fall würde erst der Zug von 46,7 Atmosphären = 482 m Wasser eine Plasmolyse oder, richtiger gesagt, Zerknitterung der Zelle unter „Schrumpfelung" der Zellwand hervorrufen.

Hieraus darf auf die Möglichkeit der Ueberwindung des hydrostatischen Zuges der den Zellen anhängenden Wassersäulen geschlossen werden, die Schnelligkeit der Wasserhebung kann aber nicht nach der Länge dieser Säulen allein bemessen werden, sondern ist auch von der Reibung, die sie beim Sinken an den Gefäßwänden, sowie von dem Widerstand, den sie beim Durchsetzen der lebenden Zellen der Wurzel finden, abhängig.

Bau der Gefäße. Ehe wir den Versuch machen, den Reibungswiderstand, den das Wasser (ebenso beim Steigen wie beim Sinken) im Holzkörper eines Baumes erfährt, zu bestimmen, müssen wir uns über den Bau der Gefäße orientieren und darauf achten, in welchen Punkten diese von der Glasröhre, die uns bisher als Modell gedient hat, abweichen; wir haben also Länge, Weite und Membranbeschaffenheit der Gefäße zu studieren [33]).

Die Länge der Gefäße ist sehr verschieden. Man pflegt zwei Extreme zu unterscheiden und bezeichnet diese als Tracheen und Tracheiden [34]). Die Tracheiden sind stark in die Länge gewachsene Zellen, die allseitig geschlossen bleiben, die Tracheen sind aber Zellzüge, die durch Auflösung der Querwände ihre Lumina zu einem einzigen langen Hohlraum vereinigt haben. Im allgemeinen sind deshalb die Tracheiden kürzer als die Tracheen und auch in der Breitendimension stehen sie letzteren nach.

Typische Tracheiden (Pinus) haben einen Durchmesser von 0,03, eine Länge bis zu 4 mm. Die Tracheiden von Nelumbium (0,6 mm weit, 120 mm lang) erinnern schon an Tracheen, die vielfach einen geringeren Querschnitt als diese Tracheiden haben, dafür aber oft 2—3 m, bei Lianen auch 5 m, durchschnittlich

32) EWART 1905 Phil. Transactions B 198 41 (abstract in Proc. R. Soc. 1904 74 554).

33) Ueber gesetzmäßige Beziehungen zwischen dem Gesamtquerschnitt der Gefäße im Stengel und der transpirierenden Blattfläche vgl. RÜBEL 1920 Beih. Bot. Cbl. 37 I 1.

34) Gewöhnlich wird der Name „Gefäß" als synonym mit „Trachee" verwendet. Wir folgen hier in der Benennung dem Vorschlage ROTHERTS 1899 Bullet. de l'acad. de Cracovie 34. Die kurze Gesamtbezeichnung „Gefäß" für Tracheen und Tracheiden ist für morphologische und physiologische Zwecke um so unentbehrlicher, als sehr häufig im Einzelfall gar nicht festzustellen ist, ob Tracheiden oder Tracheen vorliegen.

10 cm lang sind[35]). Von der großen Länge der Tracheen kann man sich sehr gut überzeugen, wenn man durch trockene Stengel von Cobaea, deren Ende in Wasser taucht, Luft durchbläst.

Wir betrachten zweitens die Wand der Gefäße, vor allem ihre Skulptur. Es gibt keine Gefäße, deren Membran auf größere Strecken gleichmäßig verdickt wäre, immer wechseln dünne mit dickwandigen Stellen ab. Die Verdickungen sind ringförmig, schraubenförmig oder netzartig. Die dünnen Partien, die Tüpfel, sind bei ringförmiger oder schraubenförmiger Verdickung von ähnlicher Gestalt wie die verdickten Stellen und wechseln regelmäßig mit ihnen ab; bei netzförmiger Verdickung aber sind sie rundlich oder elliptisch. Die verdickten Stellen sitzen stets mit einer etwas schmaleren Basis der unverdickten Membran auf (Fig. 21), so daß der Querschnitt der Verdickungsmasse ⊢förmig wird. Daß diese Struktur bei „Ring"- und „Schrauben"gefäßen vorkommt, war lange übersehen worden und ist erst durch ROTHERT[36]) nachgewiesen worden; bei netzförmiger Verdickung war sie dagegen häufig beobachtet und unter dem Namen „Hoftüpfel" bekannt. Betrachtet man nämlich einen solchen Tüpfel in der Flächenansicht (Fig. 22 *2*), so erscheint die kreisförmige oder elliptische Ausmündung des „Tüpfelkanals" von einer zweiten ähnlichen Linie eingerahmt, von einem „Hof" umgeben. Man begreift, daß dieser Hof dem Ansatz der Verdickungsschicht am

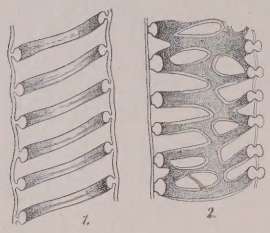


Fig. 21.

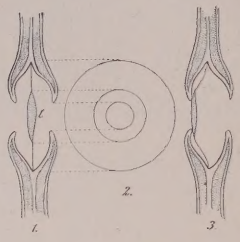


Fig. 22.

Fig. 21. *1* Spiralgefäß von Cucurbita im Längsschnitt. Vergr. 400. — *2* Netzgefäß von Opuntia. Vergr. 400. Nach ROTHERT[36]).

Fig. 22. *1* Hoftüpfel von Pinus silvestris im tangentialen Längsschnitt; *t* der Torus. — *2* Flächenansicht desselben Hoftüpfels; korrespondierende Punkte durch gestrichelte Linien verbunden. — *3* wie *1*, aber der Torus linksseitig an den Tüpfeleingang angepreßt. Nach Figuren RUSSOWS schematisiert.

unteren Ende des Tüpfelkanals entspricht und durch die basale Erweiterung des Tüpfelkanals zustande kommt, dementsprechend auch an Tüpfelkanälen, die überall gleich weit sind, fehlt. — Die Hoftüpfel finden sich an Wänden, die zwei Gefäßen gemeinsam sind, und sind dann, wie in Fig. 22, zweiseitig und symmetrisch ausgebildet. Die Schließhaut hat noch die besondere Eigentümlichkeit, in der Mitte eine linsenförmige Anschwellung (Torus) aufzuweisen, die von dem sehr dünnen Randteil scharf getrennt ist. Die Schließhaut wird aber nicht immer in der Lage gefunden, wie sie Fig. 22 *1* zeigt; sie kann sich im Tüpfelkanal bewegen und im Extrem kann der Torus dem einen oder dem anderen Ausführgang des Tüpfels anliegen (Fig. 22 *3*).

Neben der Skulptur muß auch noch auf die chemische Beschaffenheit der Gefäßwand hingewiesen werden: sie ist allgemein verholzt, infolgedessen steif und wenig dehnbar, aber, wie Zellulosehäute, durchlässig für Wasser.

Wenn nun das durch die Transpiration der Zweige verlorene Wasser in den Gefäßen in der gleichen Weise nachströmt, wie in der Glasröhre des ASKENASYschen Apparates, dann werden, so sollte man sagen, die Tracheen geeigneter sein für die Wasserleitung als

35) RIPPEL zit. S. 119 Anm. 37.

36) ROTHERT 1899 Bullet. de l'acad. de Cracovie 34; vgl. dazu BÄCKER 1922 Anz. Akad. d. Wiss. Wien 59 119.

die Tracheiden. Denn erstens sind sie weitere Röhren, und das bekannte Gesetz Poiseuilles sagt, daß die Flüssigkeitsmengen, die bei gleichem Druck durch zwei Röhren strömen, der vierten Potenz des Radius proportional sind. Zweitens sind die Tracheen nur selten von Querwänden unterbrochen, jede Querwand aber bildet einen Widerstand für die Wasserbewegung. Käme also nur der Widerstand in den Leitungsbahnen in Betracht, so wären die längsten und weitesten Gefäße offenbar die geeignetsten, und so vertritt von neueren Forschern Rippel[37]) die Meinung, daß Tracheen der Wasserleitung auf weite Strecken, Tracheiden mehr dem lokalen Wasserverkehr dienen. Andere Forscher kommen aber zu dem Ergebnis, daß die Tracheiden vorzugsweise der Wasserleitung, die Tracheen aber hauptsächlich der Wasserspeicherung dienen. So sagt Lindner (Anm. 16), daß die Tracheen sich zwar zu Zeiten des Wasserüberschusses, z. B. bei reichlichem Bluten, lebhaft an der Leitung beteiligen, zu Zeiten mangelhafter Wasserzufuhr durch die Wurzeln sich aber mehr und mehr entleeren, und den Tracheiden die Leitung überlassen; tatsächlich kommt ihnen ja auch für rasche Entleerung der weite Durchmesser und der Mangel an Querwänden zustatten. Auch Holle ist derselben Meinung[38]): Die Membranqualität (leichtere Durchlässigkeit für Luft) der Tracheen soll das Abreißen des Wassers von der Membran erleichtern; nach Lindner [vgl. auch Jost[25])] wirkt auch der große Durchmesser in gleicher Weise. — Eine Schwierigkeit erwächst solchen Anschauungen daraus, daß es auch Hölzer (z. B. Feigenbaum) gibt, die lediglich Tracheen haben, welche, wie Jost[25]) zeigte, hinsichtlich der Luftdurchlässigkeit ihrer Wandung keine Unterschiede zeigen, und daß es umgekehrt auch Hölzer gibt, die im sekundären Zuwachs nur Tracheiden führen; hier müssen dann die oben genannten Forscher eine differente Wandqualität bei mikroskopisch gleich aussehenden Elementen annehmen.

Ein anderer Unterschied zwischen Tracheen und Tracheiden aber in der funktionellen Betätigung ist experimentell bewiesen durch den Erfolg von tiefen, bis aufs Mark gehenden Einkerbungen. Strasburger[39]) zeigte, daß in Hölzern, die nur Tracheen führen, einige solche Einkerbungen in geeigneten seitlichen und vertikalen Abständen den Holzkörper leitungsunfähig machen. Finden sich neben Tracheen auch noch Tracheiden, oder sind Tracheiden allein vorhanden, so schaden solche Einkerbungen weniger, weil an den Stellen der Unterbrechung eine seitliche Leitung durch die Tracheiden bewerkstelligt wird. Das tritt besonders deutlich hervor, wenn man Farbstoffe aufsteigen läßt; durch Tinktion wird dann der gewundene Weg des Wasseraufstieges dargetan, während normalerweise mit der gleichen Methode ein geradliniger Wasseraufstieg demonstriert wird.

Es zeigt sich also, daß neben der Längsleitung auch eine seitliche Leitung des Wassers im Holze möglich ist. Offenbar müssen bei der seitlichen Leitung — gleichgültig ob Tracheen oder Tracheiden. dieselbe übernehmen — sehr viel mehr Wände durchsetzt werden als bei Längsleitung. Die Wände aber stellen, so sagten wir oben, der Leitung einen gewissen Widerstand entgegen. Dieser wird um so größer sein, je dicker die Wand ist. Ein Tüpfel wird also vermöge

37) 1919 Naturw. Wochenschr. 18 129 (da weitere Lit.).
38) Anm. 30. Desgl. Janse 1913 Jahrb. wiss. Bot. 52 509.
39) Strasburger 1891 Bau und Verrichtungen der Leitungsbahnen. Jena.

der geringen Dicke seiner Schließhaut die Wasserbewegung begünstigen.

Unter diesen Umständen wird man sich fragen müssen, warum denn nicht die Gefäße allseits dünnwandig sind. Vorteile, die die Verdickung der Pflanze gewährt, hat man in mechanischen Verhältnissen erblickt. Die gewöhnlichen Parenchymzellen können auch bei dünner Membran durch den Binnendruck eine erhebliche Festigkeit gewinnen, bei den Gefäßen aber steht das im Lumen befindliche Wasser entweder unter Atmosphärendruck, oder es hat sogar noch geringeren, nur in seltenen Fällen größeren Druck. Wenn also turgeszente Zellen ein Gefäß umgeben, so würden diese imstande sein, das Lumen desselben zusammenzupressen. auch gespannte Wassersäulen in ihrem Innern müssen gleichsinnig wirken, wenn das nicht durch Festigkeit der Membran verhindert würde. Die Festigkeit wird durch die Dicke und durch die physikalische Beschaffenheit der Membran erzielt, und das Abwechseln von dünnen mit dicken Stellen kann man als einen Kompromiß auffassen, der zwischen der Funktion der Gefäßwand, Wasser durchzulassen und derjenigen zu festigen, besteht.

Widerstände in den Leitungsbahnen. Der Bau der Gefäße macht es nun verständlich, daß die Widerstände des Holzkörpers gegen den Wasserstrom in verschiedenen Richtungen ungleich groß sein müssen. Das läßt sich am besten an Koniferen zeigen, weil deren Holz nur aus sehr regelmäßig angeordneten Tracheiden aufgebaut ist. Diese sind unter Umständen 4 mm lang, 0,03 mm breit und ebenso tief; im Querschnitt sind sie ziemlich rechteckig und so gelagert, daß ihre Wände teils radial, teils tangential im Holzkörper verlaufen. Nur an den Radialwänden und an den zugespitzten Längsenden finden sich die Hoftüpfel, die Tangentialwände sind fast völlig frei von ihnen. Preßt man Wasser durch Koniferenholz, so wird es also in der Längsrichtung immer nur in Abständen von vier Millimetern auf eine Querwand treffen, deren Widerstand noch durch Tüpfel herabgesetzt ist; preßt man das Wasser in tangentialer Richtung durch den Holzkörper, so findet es auf der gleichen Strecke 130mal soviel Querwände als in der Längsrichtung; in radialer Richtung endlich ist die Zahl der Querwände ungefähr dieselbe wie in tangentialer Richtung, allein es fehlen die Tüpfel. Nach diesen Angaben erscheinen die Resultate Strasburgers[39]) mit Tannenholz begreiflich:

1. Eine Wassersäule von 50 cm Höhe filtriert durch ein Holzstück von 8 cm Länge in der Längsrichtung im Laufe einer Stunde vollkommen durch.
2. Drückt die gleiche Wassersäule in tangentialer Richtung auf ein Holzstück von 1—3,5 cm Länge, so sinkt sie im Laufe von zwanzig Stunden nur um 4—10 cm.
3. In radialer Richtung ist der Widerstand so groß, daß eine Abnahme des drückenden Wassers überhaupt nicht zu bemerken ist; verstärkt man den Druck, läßt man z. B. durch eine Quecksilbersäule von 50 cm Höhe Wasser radial durch ein 1,5 cm dickes Holzstück durchpressen, so sinkt diese in 48 Stunden nur um 6 cm.

Diese Versuche reichen zwar nicht aus, um eine ziffernmäßige Bestimmung des Widerstandes einer verdickten Zellhaut und eines Hoftüpfels gegen die Wasserströmung auszuführen, sie zeigen aber doch, wie sehr durch Tüpfel der Wasserdurchtritt erleichtert wird.

Sehr wichtig wäre es nun, zu wissen, welchem Widerstand eine Wasserbewegung begegnet, die annähernd mit der Geschwindigkeit des Transpirationsstromes den Holzkörper durchsetzt. Leider gehen aber in diesem Punkte die Ansichten der Autoren sehr weit auseinander. Dixon[40]) findet diesen Widerstand minimal[41]), dagegen wird

40) Dixon 1907 Proc. R. Soc. London B. **79**. 1909 Progr. rei bot. **3** 1.

41) Copeland findet in Lianenstämmen sehr geringe Filtrationswiderstände wegen deren weiten Gefäßen (1915 Jahrb. wiss. Bot. **56** 447).

er von Ewart und Janse[42]) manchmal sehr hoch gefunden; nach Ewart soll erst eine Wassersäule, die 1—3mal so hoch ist wie das betreffende Stammstück, den Druck erzeugen, der diesen Widerstand überwindet.

Kohäsionstheorie. Rechnen wir aber mit einem nicht allzu kleinen Widerstand und nehmen wir an, daß in einem 100 m hohen Baum nicht nur die 10 Atmosphären aufgebracht werden müssen, die das Gewicht der Wassersäulen bedingt, sondern noch 20 weitere Atmosphären, die vom Widerstand herrühren, so kann man auf die schon erwähnten osmotischen Werte in den Blattzellen hinweisen, die gewiß über 30 Atm. betragen können. Somit ist es durchaus möglich, daß die vorhandenen Saugkräfte nicht nur die Wassersäulen halten, sondern auch aufwärts bewegen können. Dann muß also das Wasser von der Krone bis zur Wurzel in Kohäsionspannung sein, ganz ebenso wie im Steigrohr der oben geschilderten Apparate (S. 113 f.), wie das als erster Forscher Böhm, den wir also als Vater der „Kohäsionstheorie" ansprechen, annahm[43]). Es fragt sich nur, ob Anzeichen dafür gegeben sind, daß ein solcher nach unten allmählich kleiner werdender Zug im Stamm besteht. Man hat Manometer in der Pflanze angebracht und konstatiert, daß diese keineswegs das erwartete Resultat ergaben. Weder konnte man so hohe Saugkräfte an ihnen ablesen, noch fand man den allmählichen Abfall der Saugkraft nach unten. Vielmehr konnte ein basales Manometer stärkere Saugung anzeigen als ein hoch inseriertes; auch kann eines der Manometer eine starke Schwankung der Saugkraft erkennen lassen, während die anderen unverändert bleiben. Das scheint nicht merkwürdig[44]). Denn wenn wirklich gespannte Wasserfäden in der Pflanze bestanden, so sind sie beim Einsetzen der Manometer sicher vernichtet. Manometer geben immer nur die Druckverhältnisse in der Nähe der leitenden Elemente an, nie in ihnen selbst[45]).

Muß somit der Versuch, mittels Manometern die Existenz gespannter Wasserfäden in den Gefäßen des intakten Holzkörpers nachzuweisen, versagen, so kann man doch die von Kraus nachgewiesene tägliche Schwellungsperiode der Bäume, die darin besteht, daß mittags der Durchmesser am kleinsten, nachts am größten ist, mit dem Vorkommen von Wasserfäden in Zusammenhang bringen, die bei stärkster Transpiration maximal gespannt sind, indem die Gefäße um so enger sind, je stärker die Zugspannung und je stärker die Herabsetzung der Quellung ihrer Holzwände und des damit im Gleichgewicht stehenden Turgordrucks der benachbarten Parenchymzellen ist[46]). Sehr wichtig

42) Ewart 1907 Phil. Transactions B **199** 397. Janse 1908 Jahrb. wiss. Bot. **45** 305.

43) „An den verdunstenden Blattzellen hängen kontinuierliche Wasserfäden, die mit dem Bodenwasser in Verbindung stehen." Die Saugung der lebenden Blattzellen liefert nach dieser Theorie die Kraft; die Kohäsion ist eine „Maschinenbedingung" für das Saftsteigen.

44) Strasburger 1893 Ueber das Saftsteigen (Histol. Beitr. 5). Jena. Renner 1911 Flora **103** 243.

45) Vgl. Reinders 1910 Akad. v. Wetensch. Amsterdam. Proc. 563; 1913 Rec. trav. bot. néerl. **10** 1. Dazu Kritik von Renner 1914 Zeitschr. f. Bot. **6** 283.

46) Näheres bei Renner im Hdwb. d. Naturwissensch. **10** 551. Dort auch Angaben über die damit im Zusammenhang stehende Entstehung von Hitzerissen in Bäumen. Bode konnte in seinen daraufhin gerichteten Versuchen tatsächlich eine meßbare Verringerung des Durchmessers der einzelnen Gefäße bei lebhafter Transpiration infolge von Kohäsionsspannung der zusammenhängenden Wasserfäden

ist es nun, daß man nach Bode[47]) die Existenz kohärenter, nicht von Luft unterbrochener Wasserfäden in den Gefäßen der Leitbündel krautiger Objekte, etwa Kürbis oder Impatiens, direkt mikroskopisch nachweisen und auch feststellen kann, daß sie auch dann nicht reißen, wenn die Pflanzen vollkommen welken und schlaff werden. Wichtig für das Gelingen des Versuches ist, daß dabei die Gefäße und die sie umgebende Schicht lebender Zellen nicht verletzt oder geschädigt werden; sonst tritt Luft ein und unterbricht die Kontinuität der Wasserfäden. Besonders beachtenswert ist Bodes Beobachtung, daß in diesem Fall, wenn die Wundstelle durch Paraffinöl wieder verschlossen wird, das Wasser in den Gefäßen von den Längswänden her, also vielleicht durch Blutungstätigkeit der „Mantelzellen" wieder aufgefüllt wird. Tatsächlich grenzen ja in der Pflanze die Gefäße nur sehr selten an Interzellularen und sind durch die Mantelzellen auch vor dem Eintritt von Luft geschützt. Allerdings muß infolgedessen die Saugkraft der Blattzellen zur Hebung der Wasserfäden nicht nur das Gewicht und den Filtrationswiderstand, sondern auch die Saugkraft der Wurzel- und Mantelzellen überwinden. Daß nun die kohärenten Fäden in transpirierenden Pflanzen unter starker Spannung stehen, läßt sich dadurch nachweisen, daß beim Abschneiden der Pflanzen unter Quecksilber dieses in die wassergefüllten Gefäße hineingerissen wird, offenbar infolge von der auf die Fäden wirkenden Saugkraft der oberen Teile der Pflanze. Das Quecksilber schließt dabei direkt an das Wasser in den Gefäßen an, sei es daß es eine kontinuierliche Säule in engen Gefäßen bildet, sei es daß — in weiteren Gefäßen — Wasser-Quecksilberketten auftreten[47]). Es wäre von größter Bedeutung, zu wissen, ob sich diese Ergebnisse Bodes auch auf die wasserleitenden Elemente in dem sekundären Holzkörper von Bäumen übertragen lassen; der direkte mikroskopische Nachweis dürfte da allerdings auf große Schwierigkeiten stoßen.

Größe der Saugkraft. Auf einem anderen Wege versuchte Renner[48]), hohe Saugkräfte im transpirierenden Stamm aufzudecken.

Er brachte abgeschnittene Zweige in das Potetometer und verglich ihre Saugung (d. h. die Menge des aufgenommenen Wassers pro Minute) mit der Saugung einer Luftpumpe, die nach Abschneiden der Transpirationsfläche an dem Objekt oben angebracht war. Ein frischer Zweig saugt immer weniger als die Pumpe. Unter der Voraussetzung, daß der Filtrationswiderstand der Saugkraft (Druckdifferenz) proportional ist, was Bode in späteren Versuchen bewies, entwickelt also ein frischer Zweig eine Saugkraft unter Atmosphärengröße. Wird aber der Zweig durch eine Klemme oder durch Einkerbungen (Dufour) in seinem Leitvermögen gestört, so fällt zunächst die Saugung sehr stark, um später wieder auf einen dann konstanten Wert zu steigen. Mit dem eintretenden Wasserverlust, der schließlich zum Welken führt, hebt sich also die Saugkraft bedeutend. Vergleicht man diese

nachweisen. Ueber den Zusammenhang zwischen der Dicke von Blättern und der Existenz von Kohäsionsspannungen in den Gefäßen der Blattleitbündel vgl. Bachmann Anm. 10 S. 67. (Beim Rückgang des Welkens durch Begießen nimmt die Dicke des Blattes nach einer „Verzugszeit" von 1 bis 90 Minuten zu; aus der Verzugszeit schließt Bachmann, daß in stark welkenden Blättern kohärierende Wasserfäden [oder Luft] unter sehr kleinem Druck sich in den Gefäßen befinden.)

47) 1923 Jahrb. wiss. Bot. **62** 92. Uebt man auf ein unverletztes Gefäß mittels einer Nadel einen starken Druck aus, so bildet sich, sobald der Druck wieder nachläßt und die Gefäßmembran wieder elastisch zurückspringt, ein Vakuum in dem Wasserfaden, das sich mit Wasserdampf füllt und nach kurzer Zeit wieder verschwindet: der kapillare Druck, der auf die beiden Kuppen der Blase wirkt, bringt sie also sofort wieder zum Schließen; Mitwirkung lebender Zellen ist dabei ausgeschlossen.

48) Renner 1911 Flora **103** 171.

Saugkraft der mehr oder weniger welken Zweige mit derjenigen einer Luftpumpe, so ergibt sich jetzt, daß die Pumpe beträchtlich weniger saugt als der Zweig; im selben Maß muß also die Saugkraft des Zweiges zugenommen haben. Aus den einzelnen Versuchen berechnet RENNER eine Saugkraft von 10 bis 20 Atmosphären.

In weiteren Versuchen[49]) mit Freilandpflanzen, bei denen unverletzte Sproßgipfel in das Potetometer eingeführt wurden und Wasser aufnahmen, welches somit von den außerhalb des Potetometers befindlichen Pflanzenteilen in der Richtung nach der Wurzel hin gesaugt wurde, konnte RENNER Saugkräfte bis zu 6 Atm., d. h. negative Spannungen bis zu 5 Atm. in der gleichen Weise, wie eben geschildert, ermitteln. Beim Abschneiden des im Potetometer steckenden Gipfels von der Pflanze bewegte sich der Wassermeniskus im Potetometerrohr in umgekehrter Richtung wie bis dahin, es trat ein „Rückstoß" ein, und diese Erscheinung spielt in der Literatur eine gewisse Rolle, weil aus ihr RENNER auf das Bestehen negativ gespannter Wasserfäden in der intakten Pflanze schließt; diese Spannungen, die der Turgorsenkung der saugenden lebenden Zellen entsprechen, werden beim Abschneiden aufgehoben, die im Potetometer steckenden Blätter reißen Wasser unter Turgeszenzsteigerung ihrer Zellen an sich, daher jener Rückstoß. JOST (l. c.) sieht hierin gleichfalls einen Beweis für die Existenz negativer Spannungen in der intakten Pflanze, und RENNER macht darauf aufmerksam, daß sich ebenso die von DARWIN und PERTZ[50]) beobachtete Erscheinung erklären ließe, daß Blätter beim Abschneiden plötzlich ihren Turgor erhöhen. Desgleichen soll die von BAKKER[51]) beobachtete Tatsache, daß in ausgerissenen Pflanzen die relative Transpiration zuerst sinkt, sich aber dann wieder hebt, damit zu erklären sein, daß bis dahin kohärente Wasserfäden bei einem gewissen Welkungsgrad reißen und nunmehr die Blätter wieder leichter als bis dahin Wasser an sich ziehen und abgeben können. BODE[47]) konnte bei Versuchen, in denen die mit Wachs verstopfte Schnittfläche der Sprosse im Potetometer stak und Wasser nur durch eine oberhalb der Schnittfläche angebrachte Ringelstelle aufgesaugt werden konnte, ebenfalls jenen Rückstoß feststellen und durch Messungen ermitteln, daß er von einer Ausdehnung des Holzkörpers begleitet war, gleichgültig, ob dieser lebte oder vorher durch Abbrühen getötet worden war. Das spricht ebenfalls für eine Abhängigkeit des Durchmessers des Holzkörpers, und zwar vermutlich dessen Gefäßen, von Zugspannungen, die in ihrem Innern herrschen und nicht durch Mitwirkung lebender Zellen im Holz zustande kommen.

Während solche Ueberlegungen RENNERS die Kohäsionstheorie des Saftsteigens stützen, sind ihr in URSPRUNG und in NORDHAUSEN Gegner erwachsen. URSPRUNG[52]) bezweifelt, daß die in seinen eigenen Versuchen nachgewiesenen, in Spannung befindlichen Wasserfäden (S. 115) jederzeit auch in der lebenden Pflanze vorhanden seien[53]); im übrigen geht seine Kritik der RENNERschen Versuche darauf hinaus, daß RENNER zwar den auf den ganzen Zweigquerschnitt sich verteilenden Filtrationswiderstand gemessen habe, damit aber keineswegs die Saugkräfte, die in den Gefäßen selbst im natürlichen Zustande wirksam sind. Gegen das jederzeitige Vorkommen kohärenter Wasserfäden im natürlichen Zustande führt er ferner den sogenannten TH. HARTIGschen Versuch an: Setzt man auf die obere Stirnfläche eines vollkommen mit Wasser injizierten Holzstückes einen Tropfen Wasser auf, so tritt ein gleich großer alsbald auf der unteren aus. Nimmt man aber lebendes Holz im Zustande natürlicher Wassersättigung, so mißlingt der Versuch fast immer, auch dann, wenn man den betreffenden Holzblock unter Wasser aus dem lebenden Stamm herausschneidet. Auch DUFOURS Versuch, daß Eichenzweige, die durch mehrere Kerbschnitte blockiert sind, turgeszent bleiben, wenn man sie in Wasser stellt, obwohl selbst ein Ueberdruck von 80 cm Quecksilber kein Wasser hindurchfiltrieren läßt, wird ins Feld geführt, und schließlich die Tatsache, daß Robinienzweige welkten, wenn sie aus einer fast ganz mit Wasser gefüllten Flasche, in der die Luft verdünnt war, Wasser schöpfen mußten, während dieselben Zweige, wenn die Luft in der Flasche nicht verdünnt war, turgeszent blieben. Vorbedingung für die Beweiskraft all dieser Versuche ist es natürlich, daß nicht durch die Präparation kohärente Wasserfäden, die etwa im lebenden Zustande vorhanden waren, irreparabel

49) RENNER 1912 Ber. Bot. Ges. **30** 576. Dazu: NORDHAUSEN 1917/19 Jahrb. wiss. Bot. **58** 304; MONTFORT 1920 l. c. **59** 505.

50) 1911 Proc. Royal Soc. B **84** 136 (vgl. 1912 Zeitschr. f. Bot. **4** 142).

51) 1915 Bot. Gaz. **60** 314. Vgl dazu BODE Anm. 47.

52) URSPRUNG 1913 Ber. Bot. Ges. **31** 401; 1915 **33** 112.

53) So äußert sich auch NORDHAUSEN; zu Zeiten starker Transpiration sollen kohärente Wasserfäden in den Gefässen fehlen (1921 Jahrb. wiss. Bot. **60** 295).

zerstört werden, und da URSPRUNG der Meinung ist, daß davon nicht die Rede sein könne, schließt er, daß entweder zusammenhängende Wasserfäden nicht immer vorhanden oder doch nicht zahlreich genug sind, oder aber nicht hinreichend rasch verschiebbar, um das Saftsteigen unter allen Umständen erklären zu können.

NORDHAUSEN[54]) suchte in ganz ähnlicher Weise, wie es RENNER getan hatte, die Saugkraft von in das Potetometer eingeführten Zweigen zu ermitteln, also durch Vergleich der Sproßsaugung mit nachheriger Pumpensaugung. Die Zweige wurden hier, um Durchschlagen der Luft zu verhindern, und um sie behufs Erzielung starker Saugkräfte durch einen außerhalb der Zweige liegenden Widerstand zu „blockieren" mittels plastischen Tons an gebrannten Ton, der das Saugrohr verschloß, angedichtet; so konnten negative Spannungen von mehr als 1 Atm. erzielt werden, und es wurde geschlossen, daß negative Spannungen in der lebenden Pflanze beim Wassersteigen eine große Rolle spielen. Damit wollte NORDHAUSEN aber die Kohäsionstheorie nicht unbedingt vertreten und er lehnte sie in späteren Versuchen sogar a limine ab. Er fand nämlich, daß, wenn man durch genügendes Blockieren auch Saugkräfte von 7–8 Atm. erreichen kann, solche zwar lange Zeit erhalten bleiben, aber gleichwohl der Zweig welkt, weil bei so hohen Spannungen der Filtrationswiderstand allmählich durch Eintreten von Gas in die Gefäße, das die Wasserfäden mehr und mehr unterbricht und ausschaltet, zu stark erhöht wird.

Weitere Einwände NORDHAUSENS[55]) gegen die Deutung, die RENNER seinen Versuchen gibt, können etwa folgendermaßen formuliert werden: In den RENNERschen Versuchen wirkt nicht nur eine Blattsaugung, sondern auch eine Stumpfsaugung, d. h. eine Nachwirkung der Blattsaugung mit, die sich zusammensetzt aus eventuellen Saugwirkungen lebender Stammzellen, negativer Spannung von Lufteinschlüssen, kapillaren und Imbibitionskräften, Ausgleichbestrebungen deformierter Zellwände usw. Das war schon RENNER bekannt, und um nach dem Dekapitieren und Ansetzen der Pumpe wirklich reine Pumpensaugung zu beobachten und nicht Kombinationen dieser mit Stumpfsaugung, ließ er immer, um die Stumpfsaugung ausklingen zu lassen, eine gewisse Zeit verstreichen, ehe er die Pumpe wirken ließ. NORDHAUSEN führt aber aus, daß es unmöglich sei, eine reinliche Scheidung zwischen Pumpen- und Stumpfsaugung zu erzielen, und ferner soll die Pumpensaugung, ähnlich wie das schon URSPRUNG gesagt hatte, andere und veränderte Filtrationswiderstände überwinden, als die Saugung des unverletzten Sprosses; kurzum die Pumpensaugung versage als Maß für die im lebenden Zustande herrschende Saugkraft bzw. negative Spannung.

Während diese Ausführungen wesentlich kritischer Natur sind, verdienen die folgenden positiven Versuchsergebnisse, die NORDHAUSEN an Freilandpflanzen erzielte, wohl noch mehr Beachtung: Potetometer wurden entweder nach vorheriger Anbringung geeigneter Kerbschnitte am Holzkörper von Bäumen so an diesen angesetzt, daß die Saugung in der Längsrichtung ermittelt werden konnte oder senkrecht auf den zwar entrindeten, sonst aber ganz unverletzten Holzkörper dicht aufgesetzt; dadurch wird dem Einwand die Spitze abgebrochen, daß Verletzung der Gefäße unnatürliche Versuchsbedingungen geschaffen haben könnte. Sehr bemerkenswert war es nun, daß in beiden Fällen etwa gleich große Saugwerte erreicht wurden, von z. B. 4 Atm. Mit anderen Worten: der Filtrationswiderstand kommt für die in radialer Richtung sich vollziehende Wasserbewegung nicht in Frage, er müßte jedoch zweifellos in Frage kommen, wenn es sich dabei um einen rein mechanischen Vorgang handelte, da, wie wir oben gehört haben, der Druckfiltration in radialer Richtung ein weit größerer Widerstand entgegengesetzt wird als in der Längsrichtung, und da ein Kohäsionszug natürlich ganz denselben Widerständen begegnen müßte als ein Druck. Aus diesem Dilemma, so führt NORDHAUSEN aus, kann nichts herausführen, als die Annahme einer aktiven Mitwirkung lebender Zellen bei der Saugung oder — in Schlagworten ausgedrückt — Abwendung von der „Kohäsionstheorie", Annahme der „vitalistischen Theorie" des Wassersteigens.

Uebrigens ließ sich auch nie ein Spannungsgefälle, wenn die Saugung an höher oder tiefer angebrachten Potetometern verglichen wurde, nachweisen.

Auf die Bedeutung der lebenden Zellen kommen wir später zurück; vorher muß noch der Luftgehalt der Leitbahnen besprochen werden.

54) NORDHAUSEN 1916 Ber. Bot. **34** 619; 1917/19 Jahrb. wiss. Bot. **58** 295. Diese Versuche gelingen nach BODE auch dann, wenn man die untere Zone der Sprosse abtötet.

55) NORDHAUSEN 1921 Jahrb. wiss. Bot. **60** 307.

Jaminsche Ketten. Die Tracheen haben ihren Namen nach den tierischen Organen gleichen Namens erhalten, weil man ihnen gleiche Funktionen zuschrieb. Es galten also lange Zeit die Gefäße als Atmungsorgane der Pflanze und dementsprechend sollten sie in ihrem Innern Luft führen. Das Irrtümliche dieser Anschauung wurde durch die Arbeiten von v. Höhnel und Boehm[56]) erkannt, und seitdem steht fest, daß im Lumen der Gefäße stets Wasser enthalten ist. Zu gewissen Zeiten, nämlich bei der Entstehung der Gefäße und bei den Bäumen auch im ersten Frühjahr, wenn ein starker Wurzeldruck vorhanden ist, sind sogar die Gefäße, soweit sie am Wassersteigen beteiligt sind, ganz mit Wasser erfüllt; erst mit dem Einsetzen der Transpiration läßt sich reichlich Luft in ihnen nachweisen. Woher kommt diese?[57]). Sie kann mit dem Wasser und in ihm gelöst schon in der Wurzel in das Gefäß eingedrungen sein, oder sie kann erst in höheren Teilen der Pflanze durch die Gefäßwand hindurchdiffundieren[58]). In beiden Fällen bleibt die Luft zunächst im Füllwasser des Gefäßes gelöst. Wenn aber mit Beginn der Transpiration eine beliebige Blattzelle dem Gefäß mehr Wasser entzieht, als nachrücken kann, dann wird, aber nur falls die Adhäsion des Wassers an der Wand nicht zu innig ist, sich ein Vakuum bilden, in welches bis dahin im Wasser gelöste Luft eintreten kann — wenn es sich nicht vorher durch Kapillarkräfte wieder geschlossen hat (vgl. den in Anm. 47 zit. Versuch Bodes). Auf solche Weise, so könnte man sich vorstellen, können Luftblasen mit Unterdruck in den Gefäßen auftreten[59]). Tatsächlich ist nun dieser „negative Druck" der Gefäßluft durch v. Höhnel nachgewiesen worden. Er durchschnitt Zweige von lebhaft transpirierenden Bäumen und Kräutern unter Quecksilber und sah, wie dieses durch den äußeren Luftdruck unter Ueberwindung der recht beträchtlichen Kapillardepression hoch in die Gefäßlumina hineingetrieben wurde[60]). Die Luftverdünnung erreicht ihr Maximum während der stärksten Transpiration; sie kann aber, bei fortdauernder Wasserzufuhr durch die Wurzel, während der Nacht wieder völlig verschwinden, und die Gefäße können sich, während die Luft gelöst wird, wieder mit Wasser füllen. Dauert die Luftverdünnung längere Zeit an, so tritt weitere Luft von außen durch die Gefäßwände[61]). Ist auf diese Weise der

56) v. Höhnel 1879 Jahrb. wiss. Bot. **12** 47. Boehm 1879 Bot. Ztg. **37** 225.

57) Die folgenden Ausführungen sind vor dem Erscheinen der Bodeschen Schrift bearbeitet und, abgesehen von Einschaltungen, unverändert gelassen, zumal Bode nicht zu der gesamten Literatur über Jaminsche Ketten in Gefäßen Stellung nimmt.

58) Vgl. Claussen 1901 Flora **88** 422.

59) Bode führt aus, „daß für das in dem Gefäßwasser gelöste Gas keine Möglichkeit vorhanden ist, sich in Blasenform innerhalb der Leitungsbahnen auszuscheiden". Nimmt man aber an, daß zunächst ein Vakuum entsteht — was nach Bode selbst möglich — so könnten, falls der enge Durchmesser der Gefäße die Entwicklung von Gasblasen nicht hindert, doch Luftblasen mit Unterdruck im Gefäßwasser sich bilden.

60) Bode (l. c.) führt das — wenigstens für krautige Pflanzen — wie S. 122 schon gesagt — nicht auf verdünnte Luft, sondern auf starke Spannung von kohärenten Wasserfäden zurück.

61) Das scheint nach neueren Untersuchungen Holles fraglich zu sein. Nach Claussen lassen zwar wassergetränkte Holzzellwände bei einem Druckunterschied von 1 Atm. Luft hindurch, die offenbar durch das Quellungswasser diffundiert. Nach Holle halten die Wände von ganz mit Wasser gefüllten, außen an Luft grenzenden Gefäßen aber Spannungen bis 200 Atm. aus, ohne daß Luft eindringt; sie sind also praktisch für Luft undurchlässig, und verwehren nur dann der Luft den Eintritt nicht, wenn ihr wässeriger Inhalt durch Ueberwindung der Adhäsion von der Wand abgerissen ist.

Druck der Innenluft so groß wie der außen, so kann — wenn nicht andere Umstände (vgl. S. 122) für ein Verschwinden dieser Luft sorgen — keine völlige Wasserfüllung der Gefäße mehr eintreten, und bei weitgehender Lufterfüllung hört schließlich die Leitfähigkeit des Holzes ganz auf.

Ehe wir die Verteilung von Luft und Wasser in den Gefäßen näher betrachten, müssen wir eine Folge des Unterdrucks der Gefäßluft kurz berühren. Schneidet man einen transpirierenden Zweig in Luft ab und stellt ihn in Wasser, so pflegt er rasch zu welken, weil beim Abschneiden Luft in die geöffneten Gefäße eingedrungen ist und diese je nach der Größe des Unterdruckes verschieden hoch injiziert hat. Wird aber der Zweig unter Wasser abgeschnitten, dann preßt der Luftdruck Wasser in die Gefäße; so behandelte Zweige welken nicht. Mit dem Eindringen des Wassers ist hier natürlich der Unterdruck ausgeglichen, es kann sich aber ein solcher nachträglich wieder einstellen, wenn die Schnittfläche des Zweiges durch Schleim, der aus der Pflanze ausgeflossen ist, oder durch Gefäßverstopfungen, die in verschiedener Art durch die Lebenstätigkeit der Pflanze entstehen können [62]), oder endlich durch das Auftreten von Bakterien für Wasser unwegsam geworden ist. Dann tritt bei fortdauernder Transpiration wieder Welken des Zweiges ein, dem man aber begegnen kann, wenn man eine frische Schnittfläche in einiger Entfernung oberhalb der alten, wiederum unter Wasser, herstellt.

Der Unterdruck der Gefäßluft muß die Feststellung der Verteilung von Wasser und Luft im Gefäß erschweren. Wollte man die Untersuchung an beliebigen Zweigstücken ausführen, so würde man unbrauchbare Resultate bekommen, weil beim Abschneiden die basalen Teile des Zweiges mit Luft injiziert werden. Es empfiehlt sich deshalb, mit einer Doppelschere den Zweig an zwei Stellen gleichzeitig zu durchschneiden, oder aus Baumstämmen mit dem Presslerschen Zuwachsbohrer Bohrzylinder zu entnehmen: in beiden Fällen kann dann Luft, Oel oder Quecksilber von beiden Seiten gleichzeitig in die Gefäßlumina eindringen, und dadurch werden die ursprünglich vorhandenen Luftblasen, die mit Wassertropfen abwechseln, nach den mittleren Partien des Präparates gedrängt, wo dann nicht nur die Länge der mit Luft bzw. mit Wasser erfüllten Partien gemessen, sondern auch die anfängliche Luftverdünnung leicht festgestellt werden kann. — Die Luftverdünnung geht nach Schwendener [63]) gewöhnlich nur bis zu $^1/_3$ Atmosphäre, selten werden Werte von $^1/_4$ bis $^1/_5$ Atmosphäre und wohl nie kleinere Werte erreicht. Während in den Tracheiden unter Umständen nur eine einzige Luftblase in der Mitte auftreten kann, die das Wasser an die beiden spitzen Enden drängt, findet man in den Tracheen stets zahlreiche Luftblasen, die von Wassersäulchen getrennt sind, sog. Jaminsche Ketten. Aufeinanderfolgende Luftblasen und Wassersäulchen können nicht unbeträchtliche Größendifferenzen aufweisen; im Durchschnitt sind nach Schwendener die Luftblasen 0,3, die Wassersäulen 0,2 mm lang [64]).

Es ist nun eine wichtige Frage, die zweifellos experimentell gelöst werden kann, ob nur Gefäße mit völliger Wassererfüllung als leitende Elemente funktionieren, oder ob auch in den Luft-Wasserketten ein Wasseraufstieg erfolgt, um die Luftblase herum [65]). Die Beobachtungen Strasburgers zeigen, daß in der Peripherie des Stammes

62) Wieler 1888 Jahrb. wiss. Bot. 19 82.
63) Schwendener 1886 Sitzungsber. Berlin 561 (Ges. Abh. 1 207).
64) Aehnliche Angaben bei Ewart 1905 zit. in 32, S. 117.
65) Vgl. z. B. Lindner, Anm. 16. Wenn auch Bode für Kräuter das erstere nachgewiesen hat, so könnte doch ein Skeptiker bezweifeln, ob es auch für Bäume (sekundäres Holz) zutrifft.

der Luftgehalt der Gefäße geringer ist als im Zentrum, und daß die jüngsten Jahresringe ganz luftfrei sein können. Wenn es gelänge nachzuweisen, daß das allgemein so ist[66]), dann wäre aus dem Luftgehalt der anderen Gefäße kein Einwand gegen die „Kohäsionstheorie zu machen. Aber freilich bewiesen wäre diese Ansicht nicht, wie wir aus den Versuchen NORDHAUSENS (S. 124) schon gefolgert haben. Wir verlangen von einer Theorie der Wasserbewegung nicht nur den Nachweis, daß Wasser in der supponierten Weise zu einer gewissen Höhe gehoben werden kann, sondern auch, daß es sich in genügender Menge so hoch bewegen kann

Lehrreich sind in der Beziehung die Erfahrungen, die man früher gemacht hat, als man den Wasseraufstieg durch Kapillarität erklären wollte. Es ist bekannt, daß der konkave Meniskus, der sich beim Eintauchen einer Kapillare in Wasser bildet, eine geringere Oberflächenspannung hat als eine ebene Wasserfläche, und daß deshalb in ihr das Wasser über das Niveau der Umgebung emporsteigt. Die Steighöhe hängt von der Krümmung des Meniskus, diese von dem Durchmesser der Röhre ab, und so kann man in genügend engen Kapillaren beliebig große Steighöhen erzielen. Betrachten wir die Hohlräume einer pflanzlichen Membran, die nach dem Aufquellen mit Wasser erfüllt sind, als Kapillaren unter der Größe der mikroskopischen Wahrnehmung, dann müßten die höchsten Bäume auf dem Wege des kapillaren Aufstiegs mit Wasser versorgt werden können. NÄGELI und STRASBURGER[67]) haben aber gezeigt, daß ein derartiger kapillarer Wasseraufstieg nicht entfernt hinreicht, um den Transpirationsverlust zu decken. Obwohl also das in Rede stehende Erklärungsprinzip rein physikalisch durchaus richtig ist, so kommt es doch für die in der Pflanze gegebenen Verhältnisse nicht in Betracht. Aehnlich könnte es sich aber auch mit der Kohäsionshypothese verhalten (JOST, URSPRUNG, NORDHAUSEN).

Nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen müssen wir jedenfalls mit der Möglichkeit rechnen, daß der Wasseraufstieg sich, mindestens zeitweilig, auch in den Gefäßen vollzieht, die Luftwasserketten enthalten. Eine große Literatur, auf deren Besprechung wir nicht eingehen können, behandelt nun in sehr verschiedener Weise das Problem des Wasseraufstieges auf dieser Basis. Dabei versuchen die einen auch in diesem Fall alles auf rein physikalische Grundlagen zurückzuführen, die Transpiration als alleinige hebende Kraft beizubehalten, während andere in der Herstellung des Wasserstroms eine Leistung der lebenden Zellen erblicken. Wie wenig tatsächliche Kenntnisse wir auf diesem Gebiete erst haben, das geht vielleicht am schlagendsten aus der Theorie der Wasserhebung LECLERC DU SABLONS[68]) hervor. Er nimmt an, daß die ganze Last der Wasserketten von den konkaven Menisken an den Luftblasen und von den Zellwänden getragen wird. Das Wasser sei derart im Gleichgewicht, daß die Leistung des Transpirationsstromes die gleiche sei, wenn der Baum aufrecht stehe, wie wenn er wagerecht liege.

Beteiligung lebender Zellen. Neben rein physikalischen Kräften ist auch, wie S. 124 gesagt, die Mitwirkung lebender Zellen beim Saftsteigen in Betracht gezogen worden. In gewissem

66) Nach EWART (1905 zit. in 32) enthalten auch die jungen Gefäße Luft. Seine Beobachtungen bedürfen aber zweifellos noch der Bestätigung. Vgl. DIXON Prog. 4 44. Auch KOSTECKI (1919 Unters. über die Verteilung der Gasblasen. Diss. Freiburg, Schweiz) gibt für die jüngsten Jahresringe Gasblasen an. Seine Methode dürfte schwerlich geeignet sein, um einen Einblick in die Quantität der Holzluft zu erlangen.

67) NÄGELI 1866 Sitzungsber. Bayer. Akad. d. Wiss. (Bot. Mitt. 2 369 u. 429). STRASBURGER 1891 Bau und Verrichtungen der Leitungsbahnen. Jena.

68) LECLERC DU SABLON 1910 Rev. gén. de bot. 22 125.

Sinne ist an dieser Mitwirkung gar nicht zu zweifeln, insofern nämlich als die lebenden Zellen das Gefäßsystem aufbauen und sogleich in funktionstüchtigem Zustande der Pflanze übergeben. Die Gefäße sind, wenn sie anfangen als Wasserleitungsröhren zu funktionieren, schon mit Wasser gefüllt. Entzieht man den Gefäßen das Wasser auch nur zum größten Teil [69]), so können sie von der Pflanze nicht mehr gefüllt werden, und ihre Funktion ist ein für allemal erloschen. Abgesehen hiervon können lebende Gewebe, vor allen Dingen die Parenchymzellen, die nirgends in der Nachbarschaft der Gefäße fehlen, in direkter und indirekter Weise an der Wasserleitung beteiligt sein. So zweifeln auch „Kohäsionstheoretiker" nicht daran, „daß die lebenden Zellen eine Schutzscheide gegen die Gasatmosphäre um die Gefäße bilden, und durch ihre Lebenstätigkeit den Gasgehalt in den Leitungsbahnen regulieren" (Bode). Nur glaubt die Kohäsionstheorie, daß das Gefälle zwischen den Saugkräften der Wurzel und der Blätter genügt, um die erforderliche Menge Wasser unter Ueberwindung der Filtrationswiderstände zu heben [70]), und daß dazwischenliegende lebende Zellen ihre Saugkräfte ins Gleichgewicht mit der auf gleicher Höhe über dem Boden in den Gefäßen herrschenden Kohäsionsspannung setzen und sich, wenn dies Gleichgewicht nicht gestört wird, nicht an der Hebung des Wassers beteiligen, während die sog. vitalistischen Theorien annehmen, daß lebende Zellen, die sich gleichmäßig auf den ganzen Längsverlauf des Stammes verteilen, wie Pumpen wirken und das Druckgefälle auf diese Weise verringern. Eine solche Pumpwirkung des Parenchyms haben seinerzeit Westermaier, Godlewski und Janse angenommen [71]). Im wesentlichen handelt es sich bei diesen Theorien um die Vorstellung, daß Parenchymzellen Wasser aus einem Gefäß aufnehmen und es in ein höheres Gefäß wieder abgeben. Eine ausführliche Besprechung dieser Anschauungen und der an ihnen geübten Kritik [72]) ist hier nicht angebracht; die Tatsache, daß das Wasser ebensogut aufwärts wie abwärts sich bewegen kann, spricht jedenfalls nicht für sie.

Im folgenden sehen wir von diesen speziellen Hypothesen ganz ab und fragen nur, ob die lebenden Zellen in irgendeiner Weise am Steigen des Wassers beteiligt sind. Man suchte dieser Frage dadurch näher zu kommen, daß man größere und kleinere Zonen des Holzkörpers abtötete und zusah, ob sie leitungsfähig blieben. Die verdienstvollsten Versuche in dieser Richtung verdanken wir Strasburger [73]), der aus ihnen den Schluß zog, die lebenden Zellen seien bedeutungslos. Beispielsweise wurde eine 22 m hohe Eiche am Boden abgeschnitten, in Pikrinsäurelösung gestellt und, nachdem dieses

69) Nach R. Hartig 1883 Unters. aus d. forstbot. Institut München **3** 73 soll der Fichtenstamm schon leitungsunfähig werden, wenn noch mehr als die Hälfte des Lumens der Tracheiden mit Wasser erfüllt ist.

70) Huber 1923 Biol. Cbl. **43** 30.

71 Westermaier 1884 Sitzungsber. Berlin S. 1110. Godlewski 1884 Jahrb. wiss. Bot. **15** 602. Janse 1887 Jahrb. wiss. Bot. **18** 1. 1913 Jahrb. wiss. Bot. **52** 509 u. 603. (Mit dem strömenden Protoplasma der lebenden Markstrahlzellen soll Wasser, das aus benachbarten Tracheiden in jene eintritt, mitbewegt werden, um an der anderen Seite in gleichfalls angrenzende, aber höher stehende Tracheiden überzutreten. — Auch aus der Speicherung aufsteigender Farbstofflösungen in den Markstrahlzellen wird auf deren Beteiligung am Saftsteigen geschlossen.)

72) Zimmermann 1885 Ber. Bot. Ges. **3** 290. Schwendener 1886 zit. in 63.

73) Strasburger 1891 zit. in 39 u. 44; 1893 Ueber das Saftsteigen. Histol. Beitr. **5**. Jena.

tödliche Gift bis zum Gipfel vorgedrungen war, beobachtet, daß auch dann noch Farbstoffe, die jetzt geboten wurden, bis zum Gipfel stiegen. Doch konnten seine Versuche einer strengen Kritik[74]) nicht standhalten, da keinerlei Gewähr für eine ausreichende Deckung des Transpirationsverlustes durch sie gegeben ist. Auch hat URSPRUNG eine große Zahl ähnlicher Experimente mit ganz anderem Resultat angestellt. Er fand, daß im allgemeinen der Wassertransport um so rascher geschädigt wurde, je länger die abgetötete Strecke war. Er versichert, daß die schlechte Leitung nicht durch Gefäßverstopfungen, nicht durch erhöhte Wasserdampfabgabe an der toten Stelle und auch nicht durch Veränderungen in den Luftwasserketten zustande gekommen sei, und seine Schlußfolgerungen erscheinen durch die neueren Versuche (1906) erheblich besser gestützt als durch die ersten (1905).

Trotzdem hat es an Bedenken gegen seine Ansicht nicht gefehlt. So wurde z. B. darauf hingewiesen, daß aus den abgetöteten Teilen Giftstoffe[75]) in die Blätter kommen, und daß diese durch Vergiftung und nicht durch Wassermangel zugrunde gehen. URSPRUNG hat diese Angriffe zurückzuweisen gesucht[76]). Zu der Frage hat sich dann auch JANSE[74]) geäußert. Aus der Tatsache, daß nach dem Abtöten eines Stengelstückes schon in ganz kurzer Zeit die darüber befindlichen lebenden Teile welken, folgert er die Notwendigkeit der Mitwirkung lebender Zellen beim Saftsteigen. Aber HOLLE[30]) hat diesen Ausführungen widersprochen. Außerdem ist gezeigt worden[77]), daß schon die starke Abkühlung einer Zweigpartie auf 0° die Wasserleitung sistiert; doch auch derartige Versuche sind von anderer Seite[78]) mit entgegengesetztem Erfolg wiederholt worden. So fehlt also der vitalistischen Theorie des Wasseraufstieges heute die nötige sichere Grundlage.

Wenn wir oben von einer indirekten Mitwirkung der lebenden Zellen an der Wasserleitung sprachen, so meinten wir damit eine Tätigkeit derselben, die nicht in Einsaugen und Emporpumpen von Wasser besteht, und dachten vor allen Dingen an den Einfluß lebender Zellen auf die Gefäßluft. NOLL[79]) hat nämlich darauf aufmerksam gemacht, daß Gase, die in das Gefäßsystem injiziert werden, Veränderungen erfahren, und DEVAUX[80]) hat einen Unterdruck in der Gefäßluft bei Ausschluß der Transpiration beobachtet, den er auf die Entziehung von Sauerstoff aus den Gefäßen durch Atmung der lebenden Zellen zurückführt. LINDNER[16]) zeigte, daß infolge von Wechselwirkung physikalischer und physiologischer (Atmungs-) Prozesse Verdünnung der Interzellular- und Gefäßluft stattfindet[81]).

---

74) PFEFFER 1892 Studien z. Energetik. Abh. Kgl. Ges. d. Wiss. Leipzig **18** 151. URSPRUNG 1905 Beih. Bot. Cbl. **18** I 147; 1906 Jahrb. wiss. Bot. **42** 503. ROSHARDT 1909 Beih. Bot. Cbl. **25** I 243. JANSE 1913 Jahrb. wiss. Bot. **52** 509.

75) DIXON 1905 Proc. R. Soc. Dublin **11**. OVERTON 1911 Bot. Gaz. **51** 28 u. 102.

76) URSPRUNG 1907 Beih. Bot. Cbl. **21** I 67; 1912 **28** I 311.

77) Vgl. URSPRUNG 1906 Jahrb. wiss. Bot. **42** 515; 1912 Beih. Bot. Cbl. **28** I 311.

78) ZIJLSTRA 1910 Akad. v. Wetensch. Amsterdam.

79) NOLL 1897 Sitzungsber. Niederrhein. Gesellsch. November.

80) DEVAUX 1902 Compt. rend. **134** 1366.

81) Durch den Transpirationsstrom wird ein großer Teil der in der Binnenluft von Stamm und Zweigen vorhandenen Kohlensäure nach oben befördert; so

Wir dürfen wohl schließlich der Ueberzeugung Ausdruck geben, daß gelegentlich ein zu starker Gegensatz zwischen Kohäsions- und vitalistischer Theorie konstruiert worden ist. Anhänger der letzteren Anschauung brauchen Vorkommen und Bedeutung gespannter Wasserfäden in den Gefäßen nicht zu leugnen, wenn sie auch noch andere Kräfte für eine zureichende Wasserversorgung in Anspruch nehmen, Kohäsionstheoretiker leugnen nicht die Möglichkeit des Eingriffes lebender Zellen, die, z. B. durch vitale Prozesse, aktiv Gas in ihnen benachbarte Wasserspeicher abscheiden und so das Losreißen des Wassers von deren Wand und damit ihre Entleerung ermöglichen.

Das Bild, das wir von unseren derzeitigen Kenntnissen über die Ursachen des Wasseraufstieges entworfen haben, ist in vielen Punkten sehr unvollständig. Mag es vielleicht schwierig sein, das Dunkel der Frage gänzlich aufzuhellen, so können wir doch von künftigen Forschungen gewiß tiefere Einblicke in das Problem erwarten, wenn diese, wie schon öfter betont wurde, die Quantität des zu hebenden und des tatsächlich gehobenen Wassers mehr berücksichtigen, als das bisher geschah. „Statik ist nichts, Dynamik alles bei der Wasserversorgung", sagt Renner [82]).

---

7. Kapitel.

Die Aschensubstanzen I.

Alle Zellen enthalten in größerer oder geringerer Menge unverbrennliche Substanzen, und selbst kleine Fragmente der Zellhäute oder Stärkekörner hinterlassen beim Verbrennen sichtbare Mengen von Asche. Das zeigen auch die Erfahrungen des Lebens: Holzasche zu sehen hat heute freilich nicht jedermann mehr so oft Gelegenheit wie früher, aber Zigarren werden noch immer geraucht, und sie liefern ein Beispiel für hohen Aschengehalt eines Pflanzenteiles. Kann nun auch für den Naturforscher gar kein Zweifel darüber bestehen, daß diese mineralischen Bestandteile der Pflanze von außen kommen, in erster Linie aus dem Boden aufgenommen sein müssen, so ist es doch sehr lehrreich zu sehen, daß diese für uns selbstverständliche Ansicht früher eines ausdrücklichen Beweises bedurfte, und daß auch nach der Feststellung des Gesetzes von der Unzerstörbarkeit des Stoffes durch Lavoisier illustre Akademien Preisfragen stellten des Inhaltes, ob dieses Gesetz auch in der organischen Natur gültig sei.

So fragte im Jahre 1800 die Berliner Akademie:

„Von welcher Art sind die erdigen Bestandteile, die man mit Hilfe der chemischen Zergliederung in den verschiedenen inländischen Getreidepflanzen findet? Treten diese in solche so ein, wie man sie findet, oder werden sie durch die Wirkung der Organe der Vegetation erzeugt?"

---

wird eine schädliche Anhäufung verhindert — der CO_2-Gehalt der Binnenluft ist um so geringer, je lebhafter die Transpiration — und die Zufuhr kohlensäurereichen Wassers zu den grünen Blättern ist für die CO_2-Assimilation nicht ganz ohne Bedeutung.

82) Siehe Anm. 29. — Die Möglichkeit der Abhängigkeit des Saftsteigens von der Ionisation der Luft diskutiert Stoppel (S. 98 Anm. 26).

Und die Antwort SCHRADERS[1]) auf diese Frage lautet: Die Pflanzen erzeugen die in ihnen enthaltenen Aschenbestandteile durch ihren Lebensprozeß.

Fast 40 Jahre später (1838) wurde dieselbe Frage von der Göttinger Akademie wieder gestellt:

„Ob die sog. unorganischen Elemente, welche in der Asche der Pflanze gefunden werden, auch dann in den Pflanzen sich finden, wenn sie denselben von außen nicht geboten werden."

Diesmal kam freilich die Frage post festum[2]). Die Grundlagen der Chemie waren schon in weitere Kreise gedrungen, und dementsprechend fiel auch die Antwort anders aus: WIEGMANN und POLSTORFF[3]) stellten durch ihre Vegetationsversuche das fest, was heutzutage gilt.

Fragen wir nach den näheren Umständen der Aufnahme, so müssen wir als selbstverständlich betrachten, daß diese Stoffe in gelöstem Zustande die Außenmembranen der Pflanze durchwandern, da diese ja für feste Körper nicht permeabel sind. Wie das Lösungsmittel selbst, das Wasser, so werden im allgemeinen auch die Aschenbestandteile durch die Wurzelzellen aufgenommen, und nur in selteneren Fällen werden, wie z. B. bei manchen Epiphyten[4]), auch die Blätter zur Stoffaufnahme verwendet. Bei dieser Aufnahme gelten die Gesetze der Osmose, und sie regeln Qualität und Quantität der Asche.

Aschenmenge. Die Gesamtmenge der Asche hängt zunächst von spezifischen Eigenschaften der Pflanze ab. Verschiedene Spezies, auf gleichem Boden erwachsen, haben einen verschiedenen Aschengehalt. So entnehmen wir z. B. aus WOLFFS „Aschenanalysen", daß von mehreren auf dem gleichen Acker erwachsenen Unkräutern Rumex acetosella 8 Proz., Geranium dissectum 10 Proz., Sedum telephium 12 Proz., Myosotis arvensis 18 Proz. Asche enthielt. Auch aus der auf S. 6 mitgeteilten Tabelle sind spezifische Differenzen im Aschengehalt der Pflanzen zu entnehmen. Die dort mitgeteilten Zahlen geben Mittelwerte aus zahlreichen Analysen an, denn — wie leicht begreiflich — schwankt der Aschengehalt der Einzelpflanze recht erheblich je nach Umständen. So wird ein Substrat, das reich an gelösten oder löslichen Mineralstoffen ist, den Aschengehalt der Pflanze steigern; vor allem aber wirkt eine starke Transpiration auf eine vermehrte Aufnahme von Wasser hin und mit ihr nimmt auch die Aschenmenge der Pflanze zu[5]). So geben nach EBERMAYER[6]) die Blätter stark transpirierender Bäume (Esche, Weide) 7—10 Proz. Asche, während die der schwach transpirierenden Kiefer nur etwa 1,5 Proz. enthalten. Daß die Blätter bei weitem die aschenreichsten Organe sind, ist leicht begreiflich, denn in ihnen findet hauptsächlich die Wasserverdunstung statt, bei der die durch den Transpirationsstrom nach oben beförderten

1) SCHRADER 1800 Preisschrift über die eigentliche Erzeugung der erdigen Bestandteile in den Getreidearten. Berlin.

2) Schon in DE CANDOLLES Pflanzenphysiologie vom Jahre 1831, deutsche Ausgabe 1833 1 388, sind durchaus zutreffende Bemerkungen gegen SCHRADERS Ansicht mitgeteilt.

3) WIEGMANN u. POLSTORFF 1842 Ueber die anorganischen Bestandteile der Pflanze. Braunschweig.

4) Vgl. über die Asche von Tillandsia (S. 63) LIESKE 1915 Jahrb. wiss. Bot. 56 118.

5) S. 43 ist schon erwähnt worden, wie sehr der Transpirationsstrom die Aufnahme von Farbstoffen in die Zellen fördert. Man kann die dort angeführten Versuche KÜSTERS zur Demonstration dieser Wirkung der Transpiration benutzen.

6) EBERMAYER 1884 Bot. Jahresber. I 8.

Aschensubstanzen zurückbleiben. Stets sind deshalb die Stengel ärmer an Asche als die Blätter.

In einigen Blättern ist der Aschengehalt besonders hoch gefunden worden, nämlich 30 Proz. bei Beta vulgaris und 50 Proz. bei Mesembryanthemum crystallinum. — Die Asche stellt nun nicht einen überflüssigen oder gar schädlichen Ballast, sondern, wenigstens zum Teil, einen ganz unentbehrlichen Bestandteil der Pflanze dar.

Die einzelnen Elemente, die man mit großer Regelmäßigkeit und in beträchtlicher Menge in den Aschen aller Pflanzen gefunden hat, sind nur sehr wenige, nämlich 9: Chlor, Schwefel, Phosphor, Silicium, und von Metallen: Kalium, Natrium, Calcium, Magnesium, Eisen [7]).

Außer diesen neun Elementen sind in der Regel noch Aluminium [8]) und Mangan [9]) nachzuweisen, und außerdem hat man hie und da noch eine große Menge von anderen Elementen spurenweise gefunden.

Halten wir uns an die quantitativ bestimmten Stoffe, so können wir der Frage näher treten, ob irgendwelche Beziehungen festzustellen sind zwischen der Menge dieser Stoffe im Boden und in der Pflanze. Solche Beziehungen sind in der Tat nachweisbar. Aus den Analysen von Malaguti und Durocher [10]) ergibt sich z. B., daß der Kalkgehalt der Asche bei Pflanzen, die auf Kalkboden wuchsen, im Durchschnitt 45 Proz. der Reinasche beträgt, während dieselben Spezies auf Sandboden 30 Proz. Kalk enthalten. Entsprechend wird am kochsalzreichen Meeresstrand viel mehr Chlor aufgenommen als im Binnenland.

Es wäre aber verkehrt, anzunehmen, daß allgemein der Gehalt der Pflanze an einem bestimmten Stoff von dessen Menge in der Umgebung abhänge. So ist z. B. sehr bekannt, daß das Jod im Meerwasser nur in geringen Spuren, in manchen Tangen dagegen in großer Menge vorkommt. Umgekehrt kann aber auch ein Stoff, der im Außenmedium sehr verbreitet ist, in der Pflanze in viel geringerer Menge vorkommen. — Bei Wolff [11]) findet sich die folgende Tabelle, die gestattet, die prozentische Zusammensetzung der Asche einer Lemna trisulca mit der des Wassers zu vergleichen, in dem diese Pflanze wuchs:

	In 100 Teilen Reinasche								
	K_2O	Na_2O	CaO	MgO	Fe_2O_3	P_2O_5	SO_3	SiO_2	Cl
Wasser	5,15	7,60	45,56	16,00	0,94	3.42	10,79	4,23	7,99
Lemna	18,29	4,06	21,86	6,60	9,57	11,35	7,91	16,05	5,55

Woran es liegt, daß K, Fe, P und Si in relativ viel größeren Mengen aufgenommen worden sind, als sie im Wasser geboten wurden, wissen wir nicht. Zum Teil mag die aufgenommene Substanz in der Zellwand gespeichert sein, zum Teil aber ist sie auch ganz gewiß in das Protoplasma hineingegangen oder hat sich im Zellsaft angehäuft. Solche Aufspeicherung eines Stoffes über die Konzentration hinaus, die er in der Umgebung der Zelle hat, ist aber nur dann möglich, wenn die eindringende Lösung im Innern der Zelle adsorbiert oder

7) Wolff 1871—1880 Aschenanalysen von landwirtschaftl. Produkten. Berlin.
8) Stoklasa 1922 Verbreitung des Aluminiums in der Natur. Jena.
9) Bertrand 1921 Compt. rend. **173**. Wester 1922 Ber. D. Pharm. Ges. **32** 16. Bode 1921 Biochem. Zeitschr. **124** 84. Perusek 1919 Sitzungsber. Wien, math.-nat. Kl. **128** I 3.
10) Malaguti u. Durocher 1858 Ann. sc. nat. (4) **9** 222.
11) Wolff 1871 (zit. in 7) S. 132.

dauernd verändert wird, wie wir das z. B. bei gewissen Anilinfarbstoffen gesehen haben. Wir dürfen vermuten, daß auch die Mineralstoffe in der Zelle deshalb gespeichert werden, weil sie in andere — häufig organische — Bindung übergeführt werden. Die Annahme, daß die Bestandteile eines dargebotenen Salzes auch getrennt voneinander aufgenommen werden können, bietet keinerlei Schwierigkeiten, soweit hydrolytisch dissoziierte Salze in Frage kommen; von diesen kann z. B. die Säure eindringen, die Base in der Außenlösung bleiben, oder umgekehrt. — Es kann aber auch eine getrennte Ionenaufnahme, verbunden mit Ionenaustausch, stattfinden, indem z. B. von einem Calciumsalz die Ca-Ionen eindringen, und aus dem Zellinnern dafür K- oder Mg-Ionen austreten [12]). Dabei dürfte wohl Adsorptionsverdrängung gleichsinnig geladener Ionen von der Oberfläche der Plasmateilchen eine Rolle spielen. Es existiert über diese Frage eine große Literatur, die sich bei Höber, bis 1915 auch bei Pantanelli [13]) findet. — Es sei auch auf die späteren Ausführungen über physiologisch saure und physiologisch alkalische Nährsalze verwiesen (S. 158).

Hand in Hand mit der Frage, wie die Aschenbestandteile in die Pflanze gelangen, entwickelte sich die zweite Frage: ob sie in der Pflanze eine Bedeutung haben, oder ob sie nur Ballast vorstellen, der mit dem Wasser zufällig aufgenommen wird. Schon Senebier und Saussure [14]) hielten gewisse Mineralsubstanzen für unentbehrliche Nährstoffe der Pflanze; diese Ansicht wurde dann von Sprengel [15]) und mit größtem Nachdruck von Liebig [16]) verteidigt und kam durch seine Autorität zu allgemeiner Anerkennung, obwohl sie erst später exakt bewiesen wurde. Die Methoden, deren man sich zu diesem Zwecke bediente, sind zwei; beide waren zugleich geeignet, auch die Frage zu lösen, ob alle bzw. welche in der Pflanze vorkommenden Aschenteile unentbehrlich sind. Hervorragende Versuche mit der einen Methode stellte Fürst Salm-Horstmar [17]) an, der nach dem Vorgang von Wiegmann und Polstorff die Pflanzen in unlöslichen, künstlichen Böden kultivierte, denen die zu prüfenden Substanzen beigegeben waren; so benutzte er z. B. Böden aus gepulvertem Bergkristall und aus Kohle von Kandiszucker, während Wiegmann und Polstorff mit Platinschnitzeln und Sand operiert hatten. Er kam zu dem Resultate, daß die Elemente Si, P, S, K, Ca, Mg, Fe, Mn für das normale Gedeihen des Hafers notwendig seien; zweifelhaft blieb ihm noch die Bedeutung des Cl. Wenn auch seine Ergebnisse in der Folge nicht vollkommen bestätigt werden konnten, so waren sie doch in einem Punkte prinzipiell wichtig, insofern als sie zeigten, daß das wohl in keiner Pflanzenasche fehlende Natrium nicht zu den notwendigen Elementen des Hafers zähle. Diese Tatsache ist auffallend, wenn man bedenkt, daß dem Natrium bei den höheren Tieren wichtige Funktionen zukommen.

12) Redfern 1922 Ann. of Bot. **36** 167.
13) Höber, S. 18 Anm. 1. Pantanelli 1914 Jahrb. wiss. Bot. **56** 689.
14) Senebier 1800 Physiologie végétale **3**. Th. Saussure 1804 Recherches sur la végétation (Ostwalds Klassiker **15** u. **16**).
15) C. Sprengel 1839 Die Lehre vom Dünger.
16) J. Liebig 1840 Die Chemie in der Anwendung auf Agrikultur. 7. Aufl. Braunschweig 1862.
17) Salm-Horstmar 1856 Versuche und Resultate über die Nahrung der Pflanze. Braunschweig.

Wasserkultur. Von größter Bedeutung für unsere Frage ist die andere Methode geworden, die sog. Wasserkultur. Zuerst kultivierten J. Sachs und Knop[18]) Landpflanzen so, daß ihre Wurzeln in einer wässerigen Lösung verschiedener Salze sich entwickelten, aus der sie den Bedarf an anorganischen Stoffen derart decken konnten, daß sie eine Vermehrung ihrer Trockensubstanz erfuhren. Eine Vermehrung der Trockensubstanz, und zwar eine reichliche, ist nämlich ein wichtiges Kriterium für das Gelingen einer solchen Kultur, und man würde in schwere Irrtümer verfallen, wollte man schon daraus, daß eine Pflanze überhaupt wächst, schließen, sie sei mit allen notwendigen Nährstoffen versehen. Wachstum kann auch eintreten ohne Vermehrung der Trockensubstanz, ja sogar eventuell auch ohne Wasseraufnahme. Und wenn man aus dem Umstande, daß Pflanzen, ohne Stickstoff aufzunehmen, doch das $3^1/_2$-fache Samengewicht erreichen können[19]), schließen wollte, daß Stickstoff nicht nötig sei zum Gedeihen, so wäre das total verkehrt. Aus den Beobachtungen mehrerer Forscher geht hervor, daß Mais unter günstigen Bedingungen sein Korngewicht auf das 60- bis 370-fache, Buchweizen auf das 1000-fache steigern kann; derartige Trockengewichtszunahmen also wären als „reichliche" zu bezeichnen. Daß auch ohne Aufnahme von Aschenbestandteilen aus der Umgebung doch eine Gewichtsvermehrung bei Keimpflanzen eintreten kann, erklärt sich einfach durch den oft nicht unbeträchtlichen Aschengehalt der Samen. Die Bohne z. B. kann sich nach Boussingault auch ganz ohne Nährsalze bis zur Blüte entwickeln und dabei ihr Trockengewicht verdoppeln oder gar vervierfachen. Man sieht, daß es sich oft empfiehlt, die Reservestoffe der Samen ganz zu eliminieren, wenn man etwa die Notwendigkeit eines Elementes prüfen will, von dem schon im Samen eine kleine, aber zur Entwicklung genügende Menge vorhanden sein könnte.

Fig. 23. Buchweizen in Wasserkultur. *I* normal, *II* ohne Kali. Nach Nobbe aus „Lehrbuch der Botanik für Hochschulen".

Ueber die Methodik[20]) der Wasserkultur erwähnen wir nur, daß man meist von Samen auszugehen pflegt, die in feuchtem Fließpapier ihre Wurzeln entwickelt haben. Sie werden dann an dem Deckel eines genügend großen Gefäßes so befestigt, daß der Sproß nach oben wachsen und an der Luft und am Licht sich ausbreiten kann, während

18) J. Sachs 1860 Versuchsstat. **2** 22 u. 224. Knop 1860 Versuchsstat. **2** 65 u. 270.

19) Boussingault 1860 Chimie agricole (2. éd.) **1**.

20) Pringsheim 1920/22 Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethoden XI, 2 S. 645.

die Wurzel in der im Glasgefäß enthaltenen „Nährlösung" sich verzweigt (Fig. 23). Es ist zweckmäßig, die Gefäße vor Lichtzutritt zu schützen, am besten sie durch Eingraben in den Boden in gleichmäßiger und nicht zu hoher Temperatur zu halten[21]).

Als Beispiel für den Erfolg der Wasserkultur greifen wir aus der älteren Literatur die Versuche von BIRNER und LUCANUS[22]) heraus. Sie benutzten eine Nährlösung, die pro Liter Wasser etwa 0,5 g $MgSO_4$, 1,5 g KNO_3, 1 g H_2KPO_4 und 1 g $Fe_3(PO_4)_2$ enthielt, und es gelang ihnen, eine Trockengewichtsvermehrung des Hafers von 1 auf 138 zu erzielen. Sehen wir vom Stickstoff ab, der uns später noch beschäftigen wird und der ja auch nicht zu den „Aschenbestandteilen" gehört, so kommt also die Pflanze mit folgenden sechs Elementen aus: K, Ca, Mg, S, P, Fe; sie kann also die zwei weiteren, von SALM-HORSTMAR für nötig erachteten Elemente, Si und Mn, ebenso entbehren wie das Cl, dessen Notwendigkeit SALM zweifelhaft geblieben war. Jene sechs Elemente sind aber auch alle absolut unentbehrlich, und wenn auch nur eines aus der Nährlösung wegbleibt, so wird dadurch sofort die Produktion der Trockensubstanz stark herabgedrückt; anstatt von 1 auf 138 stieg sie ohne Mg auf 5; ohne Ca auf 1; ohne K auf 9 (vgl. Fig. 23 *II*); ohne Fe auf 7; ohne P auf 6; ohne S auf 5.

Später sind dann zahlreiche Versuche mit Nährlösungen angestellt worden. Insbesondere die Nährsalzgemische von KNOP und SACHS sind häufig verwendet worden; ihre Zusammensetzung ist die folgende:

KNOP[23])

0,25 g Magnesiumsulfat
1,00 „ Kalknitrat
0,25 „ Saures phosphors. Kalium
0,12 „ Chlorkalium
Spur Eisenchlorid

SACHS[24])

1,0 g Kaliumnitrat
0,5 „ Chlornatrium
0,5 „ Calciumsulfat
0,5 „ Magnesiumsulfat
0,5 „ Phosphorsaurer Kalk (fein pulverisiert)
Spur Eisenchlorid

Von neueren Rezepten nennen wir die v. D. CRONEsche Lösung[25]):

Aqua dest.	1000 g
KNO_3	1 „
$CaSO_4$	0,5 „
$MgSO_4$ + Aq.	0,5 „
$Ca_3(PO_4)_2$	0,25 „
$Fe_3(PO_4)_2$	0,25 „

oder die HANSTEEN-CRANNER-Lösung[26]):

Aqua dest.	1000 g
$Ca(NO_3)_2$ oder	
$(NH_4)_2SO_4$	1,18 „
$CaCl_2$	0,56 „
KH_2PO_4	0,45 „
$MgSO_4$ + Aq.	0,615 „
NaCl	0,15 „

dazu $^1/_2$ Tropfen offiz. Fe_2Cl_6-Lösung.

Da die Salze bei der Lösung im Wasser dissoziieren, ist es offenbar gleichgültig, ob man das K oder das Ca als Nitrat und ob man das Ca oder das Mg als Sulfat verwendet. Es handelt sich nur darum, daß die Kationen K+, Ca++, Mg++, Fe++ oder Fe+++ und die Anionen SO_4−− und H_2PO_4− (sowie NO_3−) vorhanden sind. Von großer Wichtigkeit ist aber auch die Reaktion der Nährlösung. In stark alkalischer oder zu stark saurer Reaktion sterben die meisten Pflanzen ab oder sie erleiden wenigstens schwere Schädi-

21) Unter Umständen ist es nicht nur empfehlenswert, sondern unbedingt notwendig, sowohl Nährlösung als auch Samen zu sterilisieren. ARCICHOVSKY 1913 Bakt. Cbl. II **36** 421. BRANNEN 1921 Journ. of Bot. **8** 176. GRAFE 1920/22 ABDERHALDENS Handb. d. biol. Arbeitsmethoden XI, 2 S. 269.

22) BIRNER u. LUCANUS 1866 Versuchsstat. **8** 128.

23) KNOP 1868 Kreislauf des Stoffes S. 606. Leipzig. 1884 Versuchsstat. **30** 293.

24) SACHS 1882 Vorlesungen über Pflanzenphysiologie S. 342. Leipzig.

25) Sitzungsber. niederrhein. Ges. f. Naturwiss. u. Heilk. 1902. Hier wird Ferrophosphat ohne Alkaliphosphat zum erstenmal empfohlen.

26) 1922 Meld. fr. Norges Landbruksh. **1** 79.

gungen. Unter Umständen, z. B. dadurch, daß Nitrate aufgenommen werden, und an ihre Stelle Karbonate[27]) treten, kann die Reaktion der Lösung alkalisch werden. In solchen Fällen tut man gut, von Zeit zu Zeit ein paar Tropfen Säure der Nährlösung zuzusetzen. Umgekehrt liegt bei Verwendung von Ammoniumsalzen an Stelle der Nitrate die Gefahr einer zu starken Säuerung vor; wir kommen bei der Aufnahme des Stickstoffes auf diese Fragen zurück.

Genauere Untersuchungen, auf die wir noch zu sprechen kommen (S. 162), haben gelehrt, daß verschiedene Pflanzen bei verschiedener chemischer Reaktion des Mediums optimal gedeihen, und im Grunde genommen müßte daher bei Wasserkulturen für jede einzelne Art die für sie günstigste Reaktion erst ausprobiert und für ihre Erhaltung Sorge getragen werden. Anläufe dazu finden sich schon in der Literatur[28]). Einer eigenartigen Schwierigkeit begegnet man aber bei Wasserkulturen, die darin besteht, daß Wurzel und Sproß verschiedene Reaktionen verlangen können. Die Wurzeln der meisten für Wasserkultur gewöhnlich verwendeten Pflanzen — von Ausnahmen soll später die Rede sein — dürften am besten bei neutraler oder auch schwach alkalischer Reaktion der Nährlösung gedeihen[28]), da aber in solcher die Resorbierbarkeit der Eisensalze herabgemindert ist, kann es dazu kommen, daß der Sproß an Eisenmangel leidet und chlorotisch wird (S. 141). Aus diesem Dilemma scheint in vielen Fällen die eben genannte v. d. Crones che Nährlösung herauszuführen; sie reagiert ziemlich neutral, enthält Eisen in Form des schwer, aber doch hinreichend löslichen Ferrophosphats im Ueberschuß, so daß immer ein Teil dieses Salzes als solches erhalten bleibt, und nicht in das allzu schwer lösliche Ferriphosphat übergeht, und führt keine leicht löslichen Phosphate, die die Löslichkeit des Ferrophosphats allzu stark herabdrücken würden[29]). In dieser Lösung gedeihen vielfach die Pflanzen ausgezeichnet; seitens vieler Forscher wurde allerdings bei ihrer Verwendung auch starke Chlorose beobachtet[30]). — Ganz allgemein gilt[31]), daß schwer lösliche Eisensalze in zur Säuerung neigenden (z. B. ammonsalzhaltigen) Lösungen am Platze sind, sonst leicht lösliche, z. B. Ferrosulfat, diese aber nur in geringer Menge. Bei Verwendung von Eisenchlorid ist die Gefahr einer allzu starken Ansäuerung durch Dissoziation in Ferrihydroxyd und Salzsäure wohl zu beachten.

Neben der Zusammensetzung und der von ihr abhängigen Reaktion ist dann ferner die Konzentration[32]) und die Menge der angewandten Nährlösung von Wichtigkeit. Im allgemeinen verwendet man das Salzgemisch in einer Lösung von 1—5‰; Nobbe[33]) und Wortmann[34]) empfehlen die Verwendung sehr großer Kulturgefäße von ca. 25 Liter Inhalt; in solchen gedeihen die Pflanzen ausgezeichnet, und man hat nicht nötig, im Laufe der Vegetation für Erneuerung der Nährsalze Sorge zu tragen.

Es seien endlich einige neuere Methoden amerikanischer Forscher erwähnt: Tottingham[35]) erprobte 84 verschiedene Kombinationen der 4 Salze: KH_2PO_4, KNO_3, $Ca(NO_3)_2$, $MgSO_4$, dazu etwas Eisenphosphat. Für junge Weizenpflanzen war die Kombination:

---

27) Vgl. u. a. Hedlund 1920 Åarskr. fr. Lantbr. Inst. v. Alnarp I. Mitscherlich, Landw. Jahrb. 54 477 usw.

28) Z. B. Duggar 1920 Ann. Mo. Bot. Garden 7 307. Tottingham u. Rankin 1922 Am. Journ. of Bot. 9 270. (Optimum des p_H für Längenwachstum der Wurzeln von Weizenkeimlingen liegt bei 7,5.)

29) Die „Phosphatchlorose" v. d. Crones ist auf erschwerte Resorbierbarkeit des Eisens zurückzuführen.

30) Benecke 1909 Zeitschr. f. Bot. 1 235; dazu M. Appel 1918 l. c. 10 145. Toole und Tottingham 1918 Am. Journ. Bot. 5 452.

31) Jones u. Shive 1922 Bot. Gaz. 73 376.

32) Vgl. auch Brenchley 1916 Ann. of Bot. 30 77. Stiles 1915 ebenda 29 89. Harvey u. True 1918 Am. Journ. Bot. 5 516.

33) Nobbe 1867 Versuchsstat. 9 478.

34) Wortmann 1892 Bot. Ztg. 50 643.

KNO_3	0,0094	g	Mol	im	Liter
KH_2PO_4	0,013	„	„	„	„
$Ca(NO_3)_2$	0,0144	„	„	„	„
$MgSO_4$	0,0144	„	„	„	„

optimal, und besser als die Knopsche Lösung.

Shive[36]) verwendet mit Vorteil ein „Dreisalzgemisch“ (KH_2PO_4, $Ca(NO_3)_2$, $MgSO_4$, dazu Ferrophosphat). Um optimales Wachstum zu erzielen, müssen bei verschiedenen Pflanzen etwas verschiedene Mengenverhältnisse verwendet werden. Die Salze werden in solcher Konzentration verwendet, daß der osmotische Druck der Lösung 1,75 Atm. beträgt.

Zur Wasserkultur eignen sich in erster Linie Pflanzen, die ein rasches Resultat geben. Man hat viele Gramineen, Cruciferen, Buchweizen, Rüben, Lein, Tradescantia, auch Kartoffeln mit bestem Erfolg in „Wasserkultur“ erzogen[37]). — Auch Bäume, wie Eiche, Roßkastanie und Erle, können in wässeriger Lösung kultiviert werden, doch erweist sich nicht jede Pflanze als zur Wasserkultur günstig, denn diese Methode setzt eine Anpassungsfähigkeit des Wurzelsystems an unnatürliche Bedingungen voraus, und eine solche ist nicht jeder Pflanze gegeben. Wo aber die Wasserkultur nicht günstig auf das Gedeihen der Pflanze einwirkt, empfiehlt sich die von Hellriegel[38]) und vielen anderen Forschern[39]) verwendete Kultur in ausgeglühtem und mit Schwefelsäure gekochtem Quarzsand, dem die zu prüfenden Stoffe beigemischt werden.

Die bisherigen Ausführungen galten in erster Linie den Blütenpflanzen, aber auch der Mineralstoffbedarf der niederen Pflanzen — Flagellaten und Algen, Pilze und Bakterien, Moose und Farne — wird auf ähnliche Weise unter Verwendung von Nährlösungen von genau bekannter Zusammensetzung erforscht, wobei allerdings bei Bakterien und Pilzen noch die Komplikation hinzutritt, daß sie außer den mineralischen zum allergrößten Teil auch organische Stoffe verlangen[40]) (vgl. Kap. 14). Dabei ist vielleicht mit noch größerer Sorgfalt als bei den Blütenpflanzen auf Reinheit der verwendeten Salze zu achten, da Mikroorganismen wegen ihrer geringen Körpergröße nur sehr kleine Mengen von Nährsalzen brauchen. Schon durch Vernachlässigung der Löslichkeit von Glasgefäßen sind zahlreiche falsche Resultate entstanden[41]). Die Nährlösungen für Pilze und Bakterien werden uns noch später beschäftigen. Erwähnt seien hier die eingehenden Untersuchungen von Pringsheim[42]) über Reinkulturen von chlorophyllführenden Mikroorganismen,

35) Tottingham 1914 Phys. Res. **1** 133.

36) Shive 1915 Am. Journ. Bot. **2** 157. Vgl. noch: Livingston u. Tottingham 1918 Am. Journ. Bot. **5** 337. Gericke 1921 Bot. Gaz. **72** 404 (Temperatur und Nährsalze). Lipman u. Gericke 1918 l. c. **5** 151. Dickson 1918 Am. Journ. Bot. **5** 31; 1921 **8** 59 u. 286. In diesen Arbeiten finden sich auch Angaben über die mit dem Alter der Versuchspflanzen wechselnde, optimale Zusammensetzung (Livingston u. Tottingham), über die Methode der fraktionierten Darbietung einzelner Salze oder Salzgemische, über den Einfluß der Temperatur oder anderer klimatischer Bedingungen auf die Wirksamkeit der mineralischen Ernährung. Gile u. Carrero 1921 Journ. Agr. Res. **21** 545. (Versuche, wie sie schon Müller-Thurgau ausgeführt hatte, bei denen verschiedenen Teilen derselben Wurzelsysteme verschiedene Nährlösungen dargeboten wurden.)

37) Nobbe 1864—68 Landw. Jahrb. **6** 57; **9** 228; **10** 12.

38) Hellriegel 1883 Beiträge zu den naturw. Grundlagen des Ackerbaus. Braunschweig.

39) Z. B. Pfeiffer 1917 Der Vegetationsversuch, Berlin, oder Mitscherlich 1920 22 Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethoden XI, 2 211. Mac Call 1916 Soil Sc. **2** 207 usf.

40) Vgl. Richter 1913 Progr. rei bot. **4** 305. (Hier Literatur über Algen bis 1913.) Küster 1921 Kultur der Mikroorganismen. 9 Aufl. Leipzig.

41) Benecke 1896 Bot. Ztg. **54** 97 u. 1907 **65** I 1. Hartmann 1918 Arch. f. Protistenk. **39** 1; 1921 **43** 223. Lappaleinen 1921 Ref. in Zeitschr. f. Bot. **13** 41.

42) Pringsheim 1912 Cohns Beitr. z. Biol. **11** 305 (Conjugate Algen u. a.); 1913 **12** 1 (Euglena). Idem 1920/22 Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethoden

in denen auch der Mineralstoffbedarf eingehend diskutiert wird. Daß auch bei Algen die Reaktion der Nährlösung sehr wichtig für den Erfolg ist, zeigte zuerst MOLISCH mit dem Hinweis, daß manche Algen am besten bei schwach alkalischer Reaktion gedeihen, durch saure geschädigt werden. Auch Moose sind gegen die Reaktion des Mediums sehr empfindlich, die einen gedeihen bei schwach saurer, die anderen bei neutraler oder alkalischer am besten (KESSLER). (Mehr darüber im 8. Kap.) Die ersten Reinkulturen mit Moosen stellten SERVETTAZ[43]) und v. UBISCH[43]) an.

Wir fassen zusammen: die 6 Elemente, deren nach BIRNER und LUCANUS der Hafer bedarf, sind auch allen anderen Phanerogamen unentbehrlich. Für manche Algen, Pilze und Bakterien[44]) ist festgestellt, daß sie weniger Ansprüche machen als die Phanerogamen, denn bei ihnen ist das Calcium entbehrlich, demnach nur 5 Elemente notwendig, und wahrscheinlich können auch Moose (ob alle?) ohne Ca auskommen. Dafür kommt bei den Kieselalgen des Meeres und vielleicht noch anderen Meeresalgen das Na als unentbehrlich hinzu.

Gesetz des Minimums. Von jedem notwendigen Stoff bedarf die Pflanze einer gewissen Menge, die abhängt von spezifischen Eigenarten, aber besonders von der Konstellation aller anderen Wachstumsfaktoren, also auch von der zur Verfügung stehenden Menge anderer notwendiger Stoffe. Fehlt einer von diesen oder ist er in einer im Vergleich zu den anderen unerheblichen Menge vorhanden, so kann sich die Pflanze auch durch den größten Ueberschuß eines anderen nicht weiter entwickeln. Man sagt dann, der betreffende Stoff sei im absoluten Minimum vorhanden, und lediglich dadurch, daß er zugefügt wird, kann dem abgeholfen werden („Gesetz des Minimums")[45]). Ist aber kein Stoff im absoluten Minimum, so ist der Ertrag abhängig von der Gesamtheit aller Faktoren und dann kann nur der Vegetationsversuch zeigen, auf die Steigerung von welchen der verschiedenen Faktoren die Pflanze mit Ertragssteigerung antwortet. Von den Faktoren, für welche das zutrifft, sagt man, sie seien im relativen Minimum vorhanden. Vermehrung eines Faktors wirkt um so günstiger, je näher er dem absoluten Minimum ist. Je geringfügigere Mengen eines Faktors eine bestimmte Ertragssteigerung herbeiführen können, um so größer ist sein „Wirkungsfaktor"[46]).

Schwefel, Phosphor. Verhältnismäßig gut orientiert sind wir noch über die Bedeutung von S und P insofern, als wir ihre Notwendigkeit einsehen, da ja beide Elemente an der Konstitution der Eiweißkörper gerade so wie C, N, O und H teilnehmen; der Schwefel

XI, 2 S. 377. Ueber Blaualgen auch MAERTENS 1914 COHNS Beitr. z. Biol. **12** 439; GLADE l. c. 295. Ueber Volvocineen: ARTARI 1914 Jahrb. wiss. Bot. **53** 527; HARTMANN zit. unter 41.

43) 1913 Ann. d. sc. nat. bot. **17** 111. 1913 Ber. Bot. Ges. **31** 543. Vgl. ferner TREBOUX 1905 Ber. Bot. Ges. **23** 397, KESSLER 1913 Diss. Straßburg und PRINGSHEIM 1921 Jahrb wiss. Bot. **60** 499.

44) BENECKE 1894 Ber. Bot. Ges. **12** (105). 1895 Jahrb. wiss. Bot. **28** 487. 1896 Bot. Ztg. **54** 97. 1898 Bot. Ztg. **56** 83. 1903 Bot. Ztg. **61** 19. 1904 Bot. Ztg. **62** II 113. 1907 Bot. Ztg. **65** I 1. Ob alle Pilze Ca entbehren können, ist fraglich; für Coprinus vgl. HORI 1910 Flora **101** 447; WEIR 1911 Flora **3** 87.

45) AD. MAYER 1901 Agrik.-Chemie. 5. Aufl. **1** 323. Heidelberg.

46) MITSCHERLICH 1922 Zeitschr. f. Pflanzenernährung A **1** 49. Ueber diese komplizierten Fragen existiert eine enorme Literatur, auf die wir hier nur verweisen können. Doch sei betont, daß Anschauungen, wie sie in den neuesten Arbeiten, zumal der landwirtschaftlichen Forscher erscheinen, bereits in PRINGSHEIMS Arbeit über den Ertrag von Pilzkulturen zu finden, aber kaum beachtet worden sind (1914 Zeitschr. f. Bot. **6** 577). Vgl. auch STILES 1916 Ann. of Bot. **30** 427.

allgemein, der Phosphor nur bei gewissen Verbindungen, z. B. den Nukleinen, den Phosphorproteiden, sodann den Phosphatiden, dem Phytin und anderen Stoffen. Es ist keineswegs gleichgültig, in welcher Bindung diese Elemente der Pflanze geboten werden, vielmehr hat sich gezeigt, daß sie nur in hoch oxydierter Form als Schwefelsäure und Phosphorsäure Verwendung finden können. Schweflige und unterschweflige Säure sind ebenso ungeeignet wie phosphorige und unterphosphorige Säure, ja sie wirken sogar auf viele Pflanzen giftig; Pilze freilich kommen auch mit den niedrigeren Oxydationsstufen des Schwefels aus. Als Elemente können S und P nicht von den Pflanzen verwendet werden[47]). Nebenbei sei hier bemerkt, daß von allen unentbehrlichen Stoffen nur einer als Element Verwendung findet: der Sauerstoff. (Ueber die Verwendbarkeit elementaren Stickstoffes vgl. später Kap. 18.)

Kalium. Von Metallen ist das Kalium, wie wir sahen, absolut unentbehrlich. Man hat vielfach versucht, es durch die verwandten Alkalien: Lithium[48]), Natrium, Rubidium und Caesium zu ersetzen, doch zeigten sich alle bei den höheren Pflanzen dazu untauglich, und mit Ausnahme von Natrium wirken auch alle mehr oder minder giftig. Das Natrium vermag allerdings bis zu einem gewissen Grad einen Ersatz für Kalium zu leisten, dann nämlich, wenn das letztere nur in geringer Menge vorhanden ist. Unter diesen Umständen gedeiht die Pflanze besser, wenn Na zugesetzt wird, als ohne dieses; man kann also von einer partiellen Vertretbarkeit des K durch Na reden, darf aber nicht vergessen, daß eben in anderen, und zwar offenbar in den Hauptfunktionen, eine solche nicht existiert. Frägt man nun aber nach der Funktion des K bei der höheren Pflanze, so sollte man glauben, daß darüber leicht Auskunft zu erlangen sei, wenn man die Wirkung einer normalen Nährlösung mit der einer K-freien vergleicht. Tatsächlich ergeben aber die Schilderungen dieser Erfolge, z. B. von Schimper[49]) und Wilfarth und Wimmer[50]) ein so verschiedenes Bild, daß man keine Schlüsse daraus ziehen darf. Auch in anderen Fällen, so beim P und beim Ca, sind die Erfolge von Wasserkulturen, denen diese Stoffe fehlen, mehrdeutig. Einen Grund dafür werden wir später besprechen. — So hat man sich an Stelle von Tatsächlichem mit der Vermutung begnügt, daß das K sich am Aufbau des Protoplasmas beteiligt[52]) und deshalb unersetzbar ist. Nach Kostytschew[51]) soll Kalium allerdings bloß im wasserlöslichen Zustande, als Ion, nicht in Form organischer Kaliumverbindungen in der Pflanze vorkommen, was aber keineswegs unbestritten ist. — Die auf mikrochemische Beobachtung gegründete Meinung von Weevers[52]), daß Kalium nicht im Kern und nicht in den Chloroplasten vorkomme, wird man angesichts der Schwierigkeit solcher Untersuchungen für noch nicht sichergestellt halten. Ueber die vermeintliche Rolle des K bei der Kohlensäureassimilation vgl. Sroklasa[53]).

47) Ueber die Frage der Aufnahme von P aus organischen Verbindungen (Phytin) s. Schulow 1913 Ber. Bot. Ges. **31** 97.
48) Frerking 1915 Flora **108** 449.
49) Schimper 1890 Flora **73** 207.
50) Wilfarth u. Wimmer 1903 Journ. f. Landw. **51** 129, s. auch Anm. 56.
51) 1920 Zeitschr. f. physiol. Chem. **111** 228.
52) 1911 Rec. trav. bot. néerl. **8** 289.
53) 1916 Bioch. Zeitschr. **73** 107; dazu Weevers 1917 l. c. **78** 354, u. 1918 **89** 281.

Anders als die Phanerogamen verhalten sich die niedrigen Pflanzen bezüglich ihrer Ansprüche an Alkalimetalle. Ein Ersatz des K durch Li, Na und Ammonium ist freilich nicht geglückt; gewisse Diatomeen sowie Meeresalgen kommen nachweislich ohne Na nicht aus[54]). Dagegen können Bakterien[55]) ganz gut ohne K gedeihen, wenn ihnen Rb- oder Cs-Salze in bestimmten Konzentrationen zur Verfügung stehen. Aehnlich verhalten sich manche Pilze, für die das Rb oder Cs wenigstens zur Ausbildung der Vegetationsorgane genügt; da aber Fortpflanzungsorgane unter diesen Umständen nicht gebildet werden können, bleibt auch für diese Organismen das K ebenso notwendig wie für die Blütenpflanzen[56]).

Magnesium. Aehnliches wie vom Kalium gilt vom Magnesium. Es kann durch kein verwandtes Erdalkali ersetzt werden und ist im ganzen Gewächsreich unentbehrlich; für Hefe wurde die Unentbehrlichkeit zuerst nachgewiesen (Ad. Mayer). Man vermutet, daß auch das Mg am Aufbau von Eiweiß teilnimmt, dies um so mehr, als nach Schmiedeberg[57]) die Eiweißkristalle der Paranuß ein Magnesiumsalz des Vitellins sind, und da Grübler[58]) auch im kristallisierten Eiweiß des Kürbisses einen nicht unbedeutenden Gehalt an Mg nachweisen konnte. Auch im Chlorophyll ist Mg enthalten (vgl. Kap. 9)[59]).

Wesentlich anders verhält sich das **Calcium.** Schon weil es bei manchen niederen Organismen unnötig ist, wird man es nicht für einen wesentlichen Bestandteil des Protoplasmas halten wollen, obwohl ja Verschiedenheiten in den wichtigsten chemischen Verbindungen der einzelnen Pflanzengruppen bestehen können. Indes sprechen auch andere Gründe gegen eine solche Bedeutung des Ca bei den Phanerogamen. Schimpers Angaben, daß es an den Stellen, wo die Neubildung von Protoplasma stattfindet und wo K und Mg immer nachweisbar sind, an den Vegetationspunkten fehlt, sind allerdings nicht unbestritten; in großer Menge tritt es in älteren Organen, vor allen Dingen in Blättern auf. Worauf aber seine Unentbehrlichkeit beruht, worin seine Funktion besteht, wissen wir nicht, vielleicht dient es mit Mg zum Aufbau der Mittellamellen der Zellwände[60]). Sollte ein Ersatz des Calciums durch ein anderes Metall möglich sein, so wäre zuerst an Strontium zu denken, doch sind die Versuche[61]), die diese Vertretbarkeit beweisen sollten, nicht sehr überzeugend. Auf entgiftende Eigenschaften des Ca ist noch zurückzukommen[62]).

54) Richter 1908 Wiesner-Festschrift S. 167. 1909 Sitzungsber. Wien. Akad. **118** (I) 1. Osterhout 1912 Bot. Gaz. **54** 532.

55) Benecke 1907 Bot. Ztg. **65** I 1.

56) Ueber die noch ungeklärte Frage nach der Bedeutung der Radioaktivität der Kalisalze für die Organismen vgl. z. B. Blackman 1920 Ann. of Bot. **34** 299. Ueber Kalimangelsymptome u. a. Smith u. Butler 1921 Ann. of Bot. **35** 189. Livingston 1920 Bot. Mag. **34** 71, s. auch Anm. 49 u 50.

57) Schmiedeberg 1877 Zeitschr. f. physiol. Chemie **1** 205.

58) Grübler 1881 Journ. f. pr. Chemie **131** 97.

59) Ueber „Mg-Pflanzen" unter den Algen und Pilzen vgl. 1919 Anz. Akad. Wissensch., math.-nat. Kl. 12/6.

60) Vgl. Molisch 1921 Mikrochemie. 2. Aufl. Jena, u. oben S. 9 Anm. 17.

61) Haselhoff 1893 Landw. Jahrb. **22** 851.

62) Ueber Vergiftungserscheinungen bei Kalkmangel, vgl. u. a. Portheim u. Samec 1909 Flora **99** 260. Die Giftwirkung von Hochmoorwasser auf Pflanzen, auf die an anderer Stelle zurückzukommen sein wird, dürfte zum Teil auch auf Kalkmangel, bedingt durch die äußerst schwere Löslichkeit des humussauren Ca, zurückzuführen sein.

Eisen. Bezüglich der Erkenntnis der Funktion des Eisens glaubte man lange in besserer Lage zu sein als mit den anderen Aschenbestandteilen. Eisenmangel bewirkt nämlich bei Phanerogamen eine höchst charakteristische Erscheinung, die Chlorose. Sie besteht darin, daß die jungen Organe blaßgelb oder weiß zum Vorschein kommen und dann bald absterben, weil ihnen der grüne Chlorophyllfarbstoff fehlt, der eine wichtige Funktion in der Ernährung der Pflanze spielt (Kap. 9). Zur Erziehung chlorotischer Pflanzen ist vor allen Dingen eine Nährlösung nötig, in der sorgfältig jeder Eisengehalt ausgeschlossen ist. Aber auch dann pflegt die Chlorose erst allmählich einzutreten; die ersten Blätter von Keimpflanzen sind immer grün, weil ihnen aus den Reservestoffen noch genug Eisen zufließt. Dementsprechend eignen sich Pflanzen mit großen Kotyledonen, z. B. Phaseolus, überhaupt schlecht zu solchen Versuchen. Gute Resultate hat man mit Mais, Buchweizen, Sonnenblume erzielt. In eisenfreier Nährlösung gezogene Erbsenkeimlinge entwickeln nach Molisch[64]) zunächst 2—3 grüne, dann ein gelblich-grünes Blatt die darauf entstehenden Blätter sind samt den Ranken schneeweiß. Bei solchen chlorotischen Blättern kann man, solange sie noch jung sind, nachträglich ein Ergrünen erzielen[61]), wenn man ihnen ein Eisensalz zur Aufnahme durch die Wurzel bietet oder das Blatt mit Eisensalzlösung bestreicht[65]).

Da man lange Zeit der Ansicht war, das Chlorophyll enthalte Eisen, so erschien das Auftreten und das Verschwinden der Chlorose in diesen Versuchen vollkommen erklärt. Neuere Untersuchungen[66]) haben aber erwiesen, daß das Chlorophyll kein Eisen enthält. Dagegen ist eine ältere Angabe von Raulin[67]) durch Molisch[63]) bestätigt worden, nämlich, daß wahrscheinlich auch alle Pilze das Eisen nicht entbehren können. Danach stellt sich dann aber die Funktion des Eisens als eine ganz andere heraus[68]). Es scheint, daß, wenn es fehlt, als sekundäre Störung in den höheren Pflanzen die Chlorose auftritt. Ob diese stets ein Zeichen dafür ist, daß Eisen in der Nährlösung fehlt, oder daß es für die Pflanze nicht zugänglich ist, muß in jedem Einzelfall untersucht werden. Die Möglichkeit, daß auch andere Mängel in der Nährlösung auf Chlorose hinwirken, ist oben schon hervorgehoben worden[69]). Das Eisen ist übrigens durch andere

63) Molisch 1892 Die Pflanze in ihrer Beziehung zum Eisen. Jena. Ueber „maskiertes Fe“ in der Pflanze: Richter 1922 Zeitschr. wiss. Mikr. **39** 1.

64) E. Gris 1843 zit. nach Molisch 1892.

65) Bei chlorophyllhaltigen Mikroorganismen (z. B. Grünalgen) kann man im allgemeinen durch Eisenentzug keine Chlorose auslösen — offenbar wegen des sehr geringfügigen Bedarfes bei ihnen. Bei einer Cyanophycee fand aber Boresch (1921 Zeitschr. f. Bot. **13** 65) Verfärbung der normal olivbraun gefärbten Zellen nach Violett, bedingt durch Abbau des Chlorophylls (und eines anderen rotvioletten Farbstoffes) infolge von Eisenmangel. Diese Verfärbung kann durch Eisenzufuhr behoben werden. — Eine weitere Verfärbung der Zellen bis Gelbbraun tritt dann ein, wenn auch Stickstoffverbindungen fehlen.

66) Molisch zit. Anm. 63.

67) Raulin 1869 Ann. sc. nat. (5) **11** 93.

68) Ueber die Rolle, die dem Fe als Schwermetall bei der Atmung nach Warburg zufallen soll, hören wir später (Kap. 15); s. auch Ruhland 1923 Ber. Bot. Ges. (H_2-Bakterien). Ob die Angabe von Oddo u. Pollacci, daß das Fe für die Bildung des Pyrrolkernes im Chlorophyll (Kap. 9) nötig sei, näher begründet ist, vermag ich, da mir die Arbeit nicht zugänglich war, nicht zu sagen (1920 Gaz. chim. ital. **50** 54).

69) Vgl. Molz 1906 Bericht der Lehranstalt Geisenheim 151.

verwandte Elemente, z. B. das Mangan, das aber in allen Pflanzen nachgewiesen wurde, und durch seine Gegenwart — „katalytisch" — die Aufnahme anderer Stoffe erleichtern soll[70]), nicht zu ersetzen.

Stickstoff. Wir haben nun die in der Nährlösung enthaltenen Elemente der Reihe nach besprochen, bis auf eines, den Stickstoff. Ohne Stickstoffverbindungen würden aber alle anderen Salze die Pflanze nicht zu einer erheblichen Vermehrung des Trockengewichtes bringen können, und deshalb erscheint es zweckmäßig, jene notwendigen, aus dem Boden bzw. dem Wasser stammenden Stoffe hier nicht völlig zu übergehen, obwohl ja ihr Stickstoff sich nicht in der Asche der Pflanze findet, und sie deshalb, streng genommen, an dieser Stelle nicht zu erwähnen wären. Indes ist die Eigenschaft der bisher besprochenen Stoffe, feuerbeständig zu sein, für die Pflanze gänzlich irrelevant, und ebenso ist es ohne Bedeutung, daß bei der Veraschung der Stickstoff als Element oder als Ammoniak entweicht, denn in der Pflanze wird der Stickstoff sehr zähe festgehalten und kann gewiß nur sehr selten in Gasform entweichen. Wir wollen uns aber damit begnügen, hier darauf hinzuweisen, daß der Stickstoff in genau demselben Sinne wie S und P als Eiweißbaustein ein unentbehrlicher Nährstoff einer jeden Pflanze ist; eine ausführliche Besprechung der anschließenden Verhältnisse wäre an dieser Stelle verfrüht (Kap. 11).

Blicken wir zurück, so haben wir eine sichere Funktion nur für N, S und P erkannt, die zweifellos am Aufbau der lebenden Substanz beteiligt sind. In der Literatur[71]) — und diese ist höchst umfangreich — findet man aber noch eine Menge von Vermutungen, Gedanken und Hypothesen über die Funktion der unorganischen Nährsalze ausgesprochen, die von den Zeiten Liebigs bis auf unsere Tage reichen. So sollen die Basen nach Liebig in erster Linie zur Abstumpfung der Säuren dienen; daß sie Säuren neutralisieren, ist nicht zu bezweifeln, warum aber dazu ganz bestimmte Metalle notwendig wären, ist schwer zu fassen. So soll das Kalium für die Bildung osmotisch wirksamer Substanz nötig sein, andere Elemente sollen die Wanderung des Eiweißes, der Kohlehydrate, die Bildung des Zellkerns und anderer Organe der Zelle bewirken, oder sie sollen die Funktion dieser Teile ermöglichen. Wir wollen uns mit diesem Hinweis begnügen; eine eingehende Besprechung der Literatur kann unterbleiben, da diese Ansichten nicht genügend fundiert sind.

Entbehrliche Elemente. Neben den sechs besprochenen, für alle höheren Pflanzen notwendigen Elementen gibt es auch solche, die man, wenn sie auch in der Natur eventuell in großer Menge aufgenommen werden, doch als entbehrlich bezeichnen kann. Das beste Beispiel gibt wohl das Natrium. Obwohl es in fast sämtlichen Analysen in größerer Menge auftritt als das unentbehrliche Fe, so läßt sich doch mit Hilfe der Wasserkultur zeigen, daß es, abgesehen von den erwähnten Meeresalgen, entbehrlich ist. Damit ist aber nicht gesagt, daß es nutzlos ist, wenn es geboten wird. Ueber günstige Wirkung von NaCl auf Zuckerrüben berichtet

70) Bode 1921 Biochem. Zeitschr. **124** 84. Rippel 1923 eod. l. **140** 315.

71) Aus der Literatur führen wir noch an: Loew 1892 Flora **75** 368 (vgl. auch **92** 489). Kalium: Stoklasa, Bot. Cbl. **110** 275; Reed, Annals of Bot. **21**; Weevers 1911 Rec. trav. bot. néerl. **8** 289. Calcium: Reed l. c.; Loew 1892 Flora **75** 368; Loew 1912 Biochem. Zeitschr. **38** 226. Magnesium: Reed l. c.; Willstätter 1906 Annalen der Chemie **350** 1 u. 48.

Peklo[72]). Gewisse allgemeine Funktionen, wie z. B. die osmotische Wirkung oder die Neutralisation von Säuren, mögen die partielle Vertretbarkeit der Kali- durch Natronsalze, von der oben die Rede war, bedingen. Ob Li für diejenigen Pflanzen, die es in großer Menge speichern, förderlich ist, weiß man nicht[73]). — Wir nennen weiter das Chlor. Es galt früher für Buchweizen[74]), Erbse und Hafer[75]) als unentbehrlich. Doch können auch diese Pflanzen ganz ohne Chlor auskommen[76]); es ist aber wahrscheinlich, daß viele Pflanzen durch Chloridzusatz zur Nährlösung irgendwie gefördert werden. Von besonderem Interesse wäre es, mehr als wir wissen, zu erfahren, wie sich in dieser Hinsicht die Meeres-, Strand- und Salzwüstenpflanzen verhalten, die ja stets reichliche Mengen von diesem Element aufnehmen. Daß sie auch ohne Chlor auskommen, wissen wir[77]).

Peklo[78]) berichtet über Förderung der Wattstrandpflanze Salicornia herbacea durch Seesalzchloride. Nach Halkett[79]) gibt es für das Wachstum von Salicornia sp. ein Wachstumsoptimum bei 2—3 Proz. NaCl, während z. B. Chenopodina maritima, die ähnliche Standorte hat, durch NaCl nicht gefördert wird. Beide werden durch 17 Proz. NaCl zwar nicht getötet, aber gehemmt. — Im übrigen speichern, wie Fitting hervorhebt, die einen Pflanzen salzreicher Standorte das Salz, andere aber nicht, sondern sorgen auf andere Weise für den nötigen osmotischen Wert ihrer Zellen (S. 85).

Das Cl dürfte, wo es vorkommt, wesentlich im Zellsaft als Chlorid erscheinen, am meisten in den Blättern infolge der Transpiration, am wenigsten in den Wurzeln[80]). Normalerweise fehlt es in den Schließzellen[81]).

Jod, für höhere Tiere unentbehrlich, dürfte wohl in Blütenpflanzen und Pilzen mehr zufällig in kleinen Mengen vorkommen. Ob es für jodspeichernde Meeresalgen nötig ist, wissen wir nicht[82]).

Das Silicium findet sich als Kieselsäure besonders bei den Diatomeen, den Gräsern und den Schachtelhalmen in großer Menge. Salm-Horstmar, auch Liebig, hielten die Kieselsäure für einen notwendigen Stoff; Sachs[83]) aber zeigte, daß sie beim Mais in Wasserkultur fast ganz ausgeschlossen werden kann, ohne daß die Pflanze darunter leidet. Ganz streng ist der Beweis freilich nicht, denn die Asche der „Si-frei“ erzogenen Maispflanze enthält noch immer 0,7 Proz. Kieselsäure (anstatt 18—23 Proz.), die sie wohl aus dem Glase aufgenommen hat. Auch Jodin[84]), der vier Generationen von Mais hintereinander in kieselsäurefreier Lösung erzog, ist es nicht gelungen, das Si vollkommen auszuschließen[85]). Und auf der anderen

72) 1912 Oesterr. Bot. Zeitschr. **62** 174.
73) Tschermak 1899 Justs Jahresberichte **27** 2 188.
74) Nobbe 1862 Versuchsstat. **4** 217 u. 238.
75) Beyer 1869 Versuchsstat. **11** 263.
76) König 1911 Verhandl. Gesellsch. d. Naturforscher S. 261. Appel 1918 Zeitschr. f. Bot. **10** 145.
77) Schimper 1898 Pflanzengeogr. auf physiol. Grundlage. Jena.
78) 1912 Oesterr. Bot. Zeitschr. **62** 47.
79) 1915 Ann. of Bot. **29** 143. Vgl. auch Terras Proc. Scot. Micr. Soc. **9** No. 2 u. 3.
80) Ruhland 1915 Jahrb. wiss. Bot. **55** 409.
81) Jung 1920 Sitzungsber. Wien, math.-nat. Kl. **129** I 297, s. auch S. 161 Anm. 59.
82) Winterstein 1919 Zeitschr. physiol. Chemie **105** 54. Ueber das Vorkommen von Selen in Pflanzen vgl. Fritsch 1920 l. c. **109** 186. Ueber den Einfluß von Selen auf Pilze: Nemec und Kas 1921 Biochem. Zeitschr. **114** 12.
83) Sachs 1862 Flora **45** 52.
84) Jodin 1883 Annales d. Chim. et d. Phys. (5) **30** 485; auch Höhnel 1877 Haberlandts Unters. **2**.
85) Müller 1923 Beih. Bot. Cbl. **39** I 321.

Seite fehlt es auch nicht an Beobachtern, die entschieden einen günstigen Einfluß der Kieselsäure konstatieren, so z. B. Swiecicki[86]). So können wir zurzeit nur sagen, daß die großen Massen von SiO_2 bei den Gramineen gewiß entbehrlich sind. Genaue Angaben über die Verteilung der SiO_2 im Organismus eines Grases, über den zeitlichen Gang der Verkieselung, über ihre Bedeutung gibt AbsHagen[87]). Besonders beachtenswert ist der Nachweis, daß die chemische Analyse zarter und fester Organe einen gleichen Kieselsäuregehalt angeben kann, was auf verschiedene chemische Modifikationen der Kieselsäure in beiden Fällen schließen läßt. Richter[88]) verdanken wir den Nachweis, daß die Diatomeen ohne SiO_2 nicht gedeihen[89]). — Es ist ferner darauf hingewiesen worden, daß die Kieselsäure, auch wenn sie für den Chemismus entbehrlich ist, doch in biologischer Hinsicht der Pflanze manchen Nutzen bringen kann[90]).

Bei manchen Pflanzen kommt Aluminium besonders reichlich vor. Bei Lycopodien bildet es 22—39 Proz. der Asche; auch bei Symplocos-Arten und bei Orites excelsa tritt es sehr reichlich auf, während es bei der Mehrzahl der Pflanzen, auch bei manchen Lycopodium-Arten, nur in kleiner Menge nachzuweisen ist[91]). Man würde sich nicht wundern, wenn durch erneute Untersuchung bewiesen werden könnte, daß es für manche Lycopodien und für Symplocos nötig sei, und Stoklasa folgert aus Versuchen, bei denen Pflanzen in Quarz oder Torf, der mit einer Nährlösung mit oder ohne Beigabe von Al-Salzen begossen wurde, gezüchtet wurden, daß Binsen, Gräser, Seggen u. a., im Gegensatz zu Xerophyten ohne Al nicht gedeihen können. Die Versuche bedürfen aber der Nachprüfung[92]).

Gifte. Wenn wir bisher von notwendigen und entbehrlichen Mineralstoffen sprachen, so haben wir uns jetzt zu den schädlichen zu wenden. Daß jedes, auch das unentbehrlichste Salz in höherer Konzentration schon durch seine osmotische Wirkung die Pflanze schädigen kann, bedarf keiner Besprechung. Aber auch chemisch kann eine Schädigung eintreten, eine „Giftwirkung". Bei den Salzen der Schwermetalle wirken schon ganz minimale Dosen schädigend oder tödlich. Doch auch Mg- und Kalisalze sind giftig. Nach Stiehr[93]) werden die Wurzelhaare von Phleum schon durch 0,5 Proz. KCl getötet. Viel giftiger wirken Mg-Salze auf höhere Pflanzen; 0,15 Proz. $MgCl_2$ tötet Phleum.

Antagonistische Erscheinungen. Viele Nährstoffe müßten deshalb schon in der Konzentration, wie sie in der Nährlösung verwendet werden, schädlich sein, wenn ihre Giftwirkung nicht durch

86) Swiecicki 1900 Ber. aus d. landw. Inst. Halle 14. Ueber ertragsteigernde Wirkung der SiO_2, zumal bei unzulänglicher Phosphatzufuhr vgl. Lemmermann 1922 Zeitschr. f. Pflanzenernährung A 1 186.

87) 1912 Diss. Kiel.

88) Richter 1906 Sitzungsber. Wien 115 I 27.

89) Es dient hier die Kieselsäure zum Aufbau der Membran; vielleicht wird das Na, dessen Notwendigkeit für Diatomeen schon betont wurde, ebenfalls zum Membranaufbau verwendet (Na-Silikat). Richter 1909 Sitzungsber. Wien 118 I 1337.

90) Peyer 1911 Biol. Studien über Schutzstoffe. Diss. Jena.

91) Vgl. Rothert 1906 Bot. Ztg. 64 43.

92) 1922 Biochem. Zeitschr. 128 25; dort auch ältere Lit. Ueber giftige Wirkungen des Al vgl. Miyake 1916 Journ. biol. chem. 25 23. Atkins 1922 Notes on bot. school Trinity Coll. Dublin 3 133. (S. auch Kap. 8.)

93) Stiehr 1903 Diss. Kiel.

andere Stoffe aufgehoben würde. So wird z. B. nach Loew[94]) die Giftwirkung der Mg-Salze durch Kalkzusatz aufgehoben. Benecke[95]) zeigte eine entsprechende Wirkung der Kalk- auf Kalisalze und Phosphate; zahlreiche ähnliche Erfahrungen[96]) schließen sich an. Es sei noch hingewiesen auf die umfangreichen Versuche Hansteens[97]): Mg-, K-, Na-Salze wirkten, für sich allein geboten, giftig auf Wurzeln, und zwar streng lokal, indem sie die Streckungszone angriffen; hier wurden die Grenzschichten des lebenden Plasmas zerstört und die Zellhaut unter Verschleimung aufgelöst. Durch Ca-Salze wurden die genannten Salze entgiftet; 1 Teil Ca entgiftete 2 Teile Mg, genügte aber, um 1000 Teile K zu entgiften. Eine vergleichsweise schwache antagonistische Wirkung zeigte sich auch zwischen Mg und K, sowie zwischen Na und K. — Auch Maschhaupt[98]) beobachtete starken Antagonismus zwischen K-, Na-, Mg-Salzen (Chloriden oder Sulfaten) und Kalksalzen; auch er betont die streng lokalisierte Giftwirkung der erstgenannten Salze.

Anhangsweise sei erwähnt, daß solche gegenseitige Beeinflussung verschiedener Salze auch eine große Rolle spielt bei der Züchtung landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. Löws „Kalk-Magnesia-Faktor“[99]), der besagt, daß diese beiden Kationen behufs Erzielung optimaler Bedingungen in einem bestimmten, aber je nach der Pflanze verschiedenen Verhältnis gegeben werden müssen, oder das „Kalk-Kali-Gesetz“ Ehrenbergs[100]), wonach bei geringer Kalizufuhr die Ueberschwemmung mit Kalk schadet, aber durch viel Kali unschädlich gemacht werden kann — beides Regeln, die von anderen Forschern teils gestützt, teils heftig befehdet werden, sind Schlagworte, die daran erinnern.

Alle diese Erfahrungen zeigen, wie schwierig es ist, zu Aufschlüssen über die Funktion der einzelnen Elemente zu gelangen. Jeder Entzug eines Elementes kann sich ja in doppelter Weise geltend machen: durch die Abwesenheit des Elementes oder durch die nun auftretende Giftwirkung eines anderen. Dementsprechend kann man sagen, daß manche notwendigen Elemente, z. B. gerade das Calcium, auch wegen ihrer entgiftenden Eigenschaften von Bedeutung sind. Auf die verschiedenen Erklärungen der Entgiftung gehen wir nicht genauer ein; einiges darüber ist schon bei Besprechung der Permeabilität des Protoplasmas mitgeteilt (S. 37).

Unter Hinweis auf Höbers Ausführungen sei nur noch gesagt, daß die antagonistische Wirkung von Salzen auf tote Hydrosole frappierende Analogien zu den eben genannten Wirkungen im physiologischen Experiment zeigt. Lösungen bestimmter Salze nämlich, allein geboten, — verkleinern den Dispersitätsgrad der

94) Loew 1892 Flora **75** 368 (vgl. auch **92** 489).

95) Benecke 1904 Bot. Ztg. **62** II 113.

96) Osterhout 1906 Bot. Gaz. **42** 127 (Bot. Ztg. **65** II 26); 1908 Jahrb. wiss. Bot. **46** 121. Benecke 1907 Ber. Bot. Ges. **25** 322. Loew 1908 Bot. Gaz. **46** 302. Portheim u. Samec 1909 Flora **99** 260. True u. Bartlett 1912 Bullet. Dep. Agricult. Washington No. 231. Raber 1920 Journ. gén. phys. **2** 541 (Anionen-Antagonismus). Mac Cool 1913 Cornell univ. Agr. stat. 121 (Entgiftung von Na durch andere Salze). Spiro 1921 Schweiz. med. Wochenschr. Nr. 20.

97) 1910 Jahrb. wiss. Bot. **47** 289; 1914 **53** 536. Vgl. u. a. ferner Gericke 1922 Am. Journ. Bot. **9** 180.

98) 1918 Ref. Bot. Cbl. **38** 274.

99) Löw s. Anm. 94. Pfeiffer u. Rippel 1920 Jahrb. f. Landwirtsch. **68** 5 u. 255.

100) 1920 Landwirtsch. Jahrb. **54** 1. Ueber antagonistische Salzwirkungen (auch Anionenantagonismus) im Bakterienleben vgl. Lipman 1913 Cbl. Bakt. II **36** 382; 1914 **41** 430; 1915 **42** 502. Münter 1916 l. c. **44** 672 (Actinomyces). Ueber Entgiftung von Säuren durch Salze: Prianischnikow 1923 Ber. Bot. Ges. **41** 138. Brenner (oben S. 37).

Hydrosole; diese Wirkung aber kann durch Zusatz anderer Salze in passender Konzentration behoben oder doch bis zu einem gewissen Grade ausgeglichen werden. So sind NaCl und $CaCl_2$, in gewissem Grade auch NaCl und KCl, ganz besonders ausgesprochen aber $CaCl_2$ und $MgCl_2$ Antagonisten. Auch NaCl, KCl, $CaCl_2$ in Konzentrationen von $1 : {}^1/_{50} : {}^1/_{50}$ geboten, heben gegenseitig ihre Wirkung vollkommen auf. — Trotz dieser auffallenden Analogien soll doch nicht gesagt sein, daß die physiologischen Wirkungen von Salzen oder Salzgemischen lediglich mit ihrem Einfluß auf den Dispersitätsgrad der lebenden Substanz zu erklären seien [101]).

Inwieweit die Erscheinung, daß Wurzeln aus einem Gemisch von Salzen größere Mengen resorbieren als aus Lösungen einzelner Salze, zumal wenn verschiedene Anionen geboten werden, und daß das Maß der Aufnahme durch Variation des Verhältnisses der einzelnen Salze verändert werden kann, auf eine Beeinflussung der Oberfläche der lebenden Substanz durch die Art der Salzgemische zurückgeführt werden kann, bleibt zu untersuchen [102]).

Reizstoffe. Schon lange Zeit hat man bemerkt, daß die Gifte, die schon bei schwacher Konzentration schädigen, bei noch stärkerer Verdünnung die Entwicklung der Pflanze fördern. Auffallend waren Raulins Resultate mit dem Zink, die von Richards [103]) vollauf bestätigt wurden. Dieser bemerkte schon bei Zugabe von 0,0005 Proz. $ZnSO_4$ zur Nährlösung eine deutliche Förderung des Pilzwachstums, und eine Gabe von 0,003 Proz. $ZnSO_4$ brachte die Pilzernte auf das doppelte Gewicht. In dieser Konzentration war der größte Effekt zu erzielen, eine weitere Vermehrung des Zinks inhibierte nicht nur die Gewichtsvermehrung, sondern erwies sich als schädlich. Es sind nun aber eine ganze Reihe von Substanzen bekannt geworden, die in ähnlicher Weise, also in äußerst schwachen Konzentrationen günstig, bei geringer Steigerung giftig wirken. $CoSO_4$ zeigt seine optimale Wirkung in einer Konzentration von 0,002 Proz., $NiSO_4$ bei 0,033 Proz. Ono [104]) fand Wachstumsbeschleunigung nach geringen Gaben von $LiNO_3$, K_2AsO_3 und NaFl bei Algen und von $HgCl_2$ und $CuSO_4$ bei Pilzen. Nach Bertrand [105]) gilt Aehnliches für Mn-Salze. Auch bei Phanerogamen sind ähnliche Erfolge mit Kupfersulfat, Zinksulfat und Fluornatrium erzielt worden [106]). Eine ausführliche Darstellung dieser Erscheinung findet man bei Benecke [107]). Auch organische Gifte wie Morphin und Amygdalin hatten den gleichen Erfolg, und selbst für noch unbekannte Stoffwechselprodukte einiger Schimmelpilze ist eine stimulierende Wirkung auf den ausscheidenden Organismus festgestellt worden [108]). Solche Stoffe nennt man in Gegensatz zu den Nährstoffen „Reizstoffe“; sie bedingen nach Pringsheim [46]), der ihre Wirkung an Pilzkulturen studierte, daß durch ihre Gegenwart die Proportionalität zwischen Nährstoffmenge und Ertragshöhe, die sich sonst nur bei verhältnismäßig niedriger Nährstoffkonzentration zeigt, auch bei

101) Höber 1922 Physik. Chemie der Zelle und Gewebe. 3. Aufl. S. 282.

102) True u. Bartlett 1916 Am. Journ. Bot. **3** 47. Vgl. ferner Gericke 1923 Soil sc. **15** 69 (Beeinflussung der N-Aufnahme durch K); Newton 1923 Soil sc. **15** 181 (spezifische Unterschiede in der Nährsalzaufnahme zwischen Gräsern und Leguminosen).

103) Richards 1897 Jahrb. wiss. Bot. **30** 665.

104) Ono 1900 Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo **13** 141.

105) 1911 Compt. rend. **152** 226. Ueber die Rolle von Mn-Salzen als metallischen Lichtkatalysatoren und als O_2-Ueberträgern in Gegenwart belichteter, fluoreszierender Farbstoffe s. K. Noack 1920 Zeitschr. f. Bot. **12** 273.

106) Kanda 1904 Journ. coll. sc. imp. Tokyo **19**.

107) In Lafar Mykologie I 42. Ueber die sog. oligodynamischen Erscheinungen vgl. Drechsel 1921 Cbl. Bakt. II **53** 288.

108) Nikitinsky 1904 Jahrb. wiss. Bot. **40** 1. Müller 1923 Beitr. z. allg. Bot. **2** 276.

stärkerer Konzentration zu beobachten ist. Reizstoffe bedingen also bessere Ausnützung der Nährstoffe, falls diese reichlich geboten werden.

Es ist klar, daß die Entscheidung darüber schwierig ist, ob ein Stoff nötiger Nährstoff oder nur „Stimulans" ist[109]). Zweifellos werden ja auch die echten Nährstoffe stimulierend wirken[110]). Immerhin geben die eben angezogenen Ausführungen Pringsheims[46]) gute Fingerzeige: Vermehrt man die Menge eines „Reizstoffes" oder vermehrt man einen im verhältnismäßigen Minimum gebotenen Nährstoff, so erhält man in beiden Fällen eine bestimmte Ernteteigerung; doch wird der Gang dieser Steigerung durch Vermehrung der Reizstoffmenge stets ein viel langsamerer sein als der durch Vergrößerung der Nährstoffmengen. Praktisch schließt Pringsheim aus seinen Versuchen folgendes: Falls ein Stoff durch Verdoppelung seiner Menge eine Ernteteigerung um $^1/_3$ bedingt, so wird er als Nährstoff anzusprechen sein, bedingt aber Verdoppelung eine Steigerung um bestenfalls $^1/_7$, so liegt ein Reizstoff vor. Wendet man diese Regel z. B. auf den Erfolg verschieden starker Eisengaben an, so sieht man, daß Fe für Pilze ein „Nährstoff", aber kein „Reizstoff" ist.

---

8. Kapitel.

Die Aschensubstanzen II.

„Die Aschensubstanzen, die in keiner Pflanze fehlen, sind nicht Verunreinigungen des Pflanzenkörpers, sondern sie sind, wenigstens zum Teil, Baustoffe von gleicher Wichtigkeit wie der Kohlenstoff und der Stickstoff." In diesen Satz etwa könnten wir die Ergebnisse des letzten Abschnittes zusammenfassen. Was dort mit dem Rüstzeug experimenteller Forschung bewiesen ist, das lehrt schon die Betrachtung der Pflanzen in Natur und Kultur. Der Boden, aus dem die Aschensubstanzen stammen, ist, auch abgesehen von seinem Wassergehalt, von größtem Einfluß auf die Entwicklung der Pflanze. In reinem Quarzsand wachsen die Pflanzen ungleich schlechter als in Gartenerde, und wenn Gartenerde der Pflanze in ungenügender Menge zur Verfügung steht, wie das bei der Topfkultur in der Regel zutrifft, so sehen wir ebenfalls ein kümmerliches Gedeihen[1]). Diese Beispiele machen ohne weiteres die Bedeutung der Qualität und der Quantität der Nährstoffe klar; weitere Studien über den Ge-

109) Pfeffer 1895 Jahrb. wiss. Bot. **28** 238.

110) Vgl. F. F. Blackman 1908 Adr. to bot. sect. british Assoc. Dublin. Agulhon 1910 Compt. rend. Paris **150** 288. Bertrand 1905 Compt. rend. Paris **141** 1255. — Auffallenderweise sollen bestimmte grüne Pflanzen, so die Wasserlinse, nur dann in Mineralsalzlösungen gut gedeihen, wenn außerdem bestimmte organische Stoffe (Abbauprodukte von Torf u. a.) zugegeben werden. Ob diese als Nährstoffe oder Reizstoffe wirken, oder ob sie Giftwirkungen von Salzen aufheben, oder die chemische Reaktion beeinflussen, ist unbekannt (Bottomley 1920 Ann. of Bot. **34** 345 u. 353).

1) Sachs 1892 Flora **75** 171.

halt des Bodens an Nährstoffen und über die Art ihrer Aufnahme durch die Pflanze müssen aber diese Einsicht vertiefen.

Verwitterung. Wir denken dabei zunächst nicht an einen Acker-, Wald- oder Wiesenboden, der schon viele Generationen von Pflanzen ernährt und von diesen auch gewisse Substanzen zurückerhalten hat, sondern wir gehen von einem Boden aus, wie er sich in der Natur durch Verwitterung von Gestein bildet[2]). Da die Sedimentärgesteine durch Verwitterung und Verschwemmung aus Urgesteinen entstanden sind, sind in letzter Linie alle Böden auf kristallinische Massengesteine zurückzuführen. Je nach der Zusammensetzung des Urgesteins, aus dem er sich bildet, erhält auch der Boden eine verschiedene chemische Zusammensetzung. Betrachten wir z. B. den Granit als Bodenbildner, so kann dieser z. B. folgende Zusammensetzung haben[3]) (in Proz.):

	Kieselsäure	Tonerde	Eisenoxydul	Kalk	Magnesia	Kali	Natron	Wasser
I.	72,6	15,6	1,5	1,3	0,3	5,0	2,3	0,8
II.	68,6	14,4	5,0	3,9	0,4	2,8	3,4	1,1

Aehnliche Resultate ergibt auch die Untersuchung von Gneis, Glimmerschiefer oder anderen Gesteinen; die Differenzen betreffen nur die Mengen der einzelnen Bestandteile, es kehren immer dieselben Elemente in wechselnder Quantität wieder. Pulverisiert man demnach ein solches Gestein, so erhält man einen Boden, der von den wichtigen Nährstoffen der Pflanzen K, Ca, Mg und Fe enthält; es fehlen ihm aber auch Schwefelsäure und Phosphorsäure nicht vollkommen, sie wurden nur, weil sie in verhältnismäßig geringer Menge auftreten, meist übersehen, aber wenn sie gesucht wurden, konnten sie überall gefunden werden, und zwar die Schwefelsäure als Gips, die Phosphorsäure als Apatit. Beide treten in den Gesteinen in nicht geringerer Menge auf als in fruchtbarem Ackerboden. Wenn wir nun auch zu einem derartigen pulverisierten Granit etwa noch das einzige fehlende oder jedenfalls nur in sehr geringer Menge vorhandene Elemente, den Stickstoff, in Form von Salpetersäure zugeben, so würden Kulturversuche in diesem Substrat zweifellos doch ein klägliches Resultat geben, weil ja die Basen nicht wie in der Wasserkultur ausschließlich an Salzsäure, Schwefelsäure, Phosphorsäure und Salpetersäure, sondern in überwiegender Masse an Kieselsäure gebunden sind und so größtenteils recht unlösliche Verbindungen vorstellen, zumal wenn sie, wie gewöhnlich, als Doppelsilikate auftreten. Allein selbst die schwerer löslichen Mineralien werden durch physikalische und chemische Einflüsse allmählich zersetzt und gelöst; sie verwittern[4]). Zunächst setzt die physikalische Verwitterung ein, d. h. Zerfall durch ungleich starke Volumänderung unter dem Einfluß schroffen Temperaturwechsels, so z. B. in Wüsten, oder durch Sprengwirkung von Wasser, das in Spalten gefriert. Die chemische Zersetzung wurde früher der Kohlensäure zugeschrieben, während man heute dem Wasser[5]) die Hauptwirkung zuerkennt. Dieses bewirkt

2) Eingehendere Angaben über die Eigenschaften des Bodens, als wir sie hier geben können, findet man bei RAMANN 1911 Bodenkunde, 3. Aufl. Berlin.
3) Nach GIRARD; vgl. MAYER Agrik.-Chemie II 1 S. 12.
4) KAISER, Hdwb. d. Naturwissensch. **10** 279.
5) Literatur bei WIEGNER 1921 Boden und Bodenbildung, Zürich, S. 47.

Hydrolyse: es entsteht z. B. aus Orthoklas (Si_3O_8AlK, Kalifeldspat[6]) ein wasserhaltiges Tonerdesilikat und freies Alkali. Die Kohlensäure dagegen hat eine besonders lösende Wirkung nur auf Ca- und Mg-Karbonate. Nun bestehen aber die Urgesteine meistens aus einem Gemisch verschiedener Mineralien von ganz verschiedener Verwitterungsfähigkeit. Wenn wir uns an den Granit halten, so sind in diesem die Gemengteile Quarz und Glimmer außerordentlich beständig, dagegen verwittert der Feldspat (ein Doppelsilikat von Aluminium mit Kalium oder Natrium) leichter. Wird durch Wasserwirkung hieraus ein wasserhaltiges Aluminiumsilikat[7]) (Ton, Kaolin), so kann dessen feinkörnige Masse vom Wasser leicht verschwemmt werden. Wenn nun das ursprünglich feste Gestein durch die Lösung von Feldspatteilen gelockert ist, so entstehen neue Angriffspunkte für die Einwirkung des Wassers. Die Folge ist die Zerlegung der Granitfelsen in eine Masse von Feldspat-, Quarz- und Glimmerkörnern, die, wenn sie mit dem verbindenden Kaolin dem Urgestein noch aufgelagert bleiben, einen ursprünglichen, wenn sie durch fließendes Wasser verschwemmt und wieder abgelagert sind, einen Verschwemmungsboden bilden. Ein solcher hat aber für die Pflanze vor dem ursprünglichen Granit zwei Vorzüge: einmal ist er eine lockere Masse, kein festes Gestein mehr, die Pflanzenwurzeln vermögen also ihn ihn einzudringen, zweitens enthält er wasserlösliche Bestandteile und läßt solche fortwährend weiter entstehen, bis die letzten Feldspatmassen verschwunden sind. Das Wasser, das in einem solchen Boden kapillar festgehalten wird, und das ihn durchfließt, enthält daher immer gelöste Substanzen, aber freilich meist nur in geringer Menge.

Vergleichen wir den Gehalt natürlicher, dem Urgestein entspringender Gewässer an Aschensubstanzen mit den Nährlösungen unserer Wasserkulturen, so finden wir ihn wohl 100mal so gering als dort und zudem vielfach noch aus unnötigen Stoffen bestehend. Es ist also klar, daß eine Hafer- oder Maispflanze, auch wenn die Phosphorsäure und Salpetersäure in so großer Menge vorhanden wären, daß sie der Analyse nicht entgehen könnten, doch in einem derartigen Wasser nicht sonderlich gedeihen würde. Von ähnlicher Zusammensetzung ist auch das Wasser in anderen Flüssen, in Teichen und in Seen; wenn es öfter einen größeren Trockenrückstand aufweist als

6) Ueber Zersetzung von Orthoklas durch Bakterien vgl. Bassalik 1913 Zeitschr. f. Gärungsphys. **39**, 154.

7) Das ist in gemäßigten Zonen der Fall. In tropischen oder subtropischen Gebieten (Savannen, Monsunwäldern) herrscht Roterde (Laterit-)bildung vor. D. h. es bildet sich statt Aluminiumsilikat Al-hydroxyd und die Kieselsäure findet sich als Chalcedon im Untergrund. Charakteristisch für Laterit ist Anreicherung an Eisenhydroxyd; ferner Fehlen von Humus, da die Reste der Vegetation bei reichlicher Feuchtigkeit und Wärme rasch ganz zersetzt werden. In sehr feuchten Tropengegenden bei mehr als 180 cm jährlicher Regenhöhe fehlt Laterit an der Oberfläche des Bodens und wird, falls vorhanden, durch Produkte humoser Verwitterung (Gelb- oder Braunerde) überlagert. — Wüstenböden sind, da Wasserarmut die chemische Verwitterung ausschließt und so die Eisenhydroxydbildung fehlt, gelb oder fast weiß. — Wiegner Anm. 5, ferner: Eichinger 1921 Naturw. Wochenschr. **36** 409; Walther 1916 Petermanns Mitt. **62** 1 96; Lang 1918 Chemie der Erde I 134. Ueber Unterschiede der Verwitterung in ariden und humiden Klimaten vgl. auch Hilgard 1911 Int. Mitt. Bodenkunde 1 415. Im ariden Klima dringen Wasser und Luft tiefer in den Boden ein und die Verwitterung reicht darum tiefer (1–3 m). So können die Wurzeln noch in dieser Tiefe Nahrung finden, während im humiden Klima sich die Hauptnahrung für die Wurzeln von Kräutern und Stauden bei 15—25 cm Tiefe vorfindet.

die Bäche im Urgestein, so rührt dieser vorzugsweise von dem reichlich gelösten Kalk her. Man versteht daher, daß viele Wasserpflanzen Wurzeln in den Boden senden und ohne Nährstoffaufnahme aus ihm nicht zu gedeihen vermögen [8]).

Lithophyten. Auch das im gewöhnlichen Erdboden enthaltene Wasser dürfte ähnliche Zusammensetzung und ähnliche Konzentration aufweisen wie das Quell- und Flußwasser, und man begreift nicht, wie es den Landpflanzen möglich ist, einen derartigen Boden zu besiedeln. Es lehrt aber auch die Beobachtung in der Natur, daß auf solchen ursprünglichen Verwitterungsböden niemals Pflanzen von der Organisationshöhe und den Ansprüchen, wie sie etwa Hafer oder Mais machen, vorkommen, sondern weit anspruchslosere Organismen. Die Besiedelung der verwitterten Felsen erfolgt immer zuerst, abgesehen von gewissen Bakterien durch Kyanophyceen und Flechten, „Lithophyten", die zwar qualitativ dieselben Ansprüche machen wie andere Pilze und Algen, aber mit sehr viel geringeren Quantitäten zufrieden sind, weil sie ein langsames Wachstum haben und bei den Bedingungen eines so geringen Wachstums existieren können. Eine höhere Pflanze mit regerem Stoffwechsel würde sich unter solchen Umständen zu Tode wachsen.

Wie wir einer Studie von Diels [9]) entnehmen, gelten als typische Standorte lithophiler Algen ständig berieselte Felsstreifen, während Krustenflechten mehr an längere Zeit trockenen Stellen der Felsoberfläche als periodische Xerophyten herrschen sollen; das mag für viele Fälle zutreffen, gilt aber z. B. nicht für die von Diels genau studierte Felsvegetation der fast senkrechten Dolomitriffe, die ihre Feuchtigkeit fast nur von Nebel, Tau oder aus dem Innern des Felsens herausdestillierendem Wasser bezieht und von Regen kaum getroffen wird. Diels unterschied hier eine aus periodischen Xerophyten gebildete, auf der Oberfläche der Felsen wachsende epilithische Vegetation von Blaualgen und eine bis 8 mm Tiefe vorkommende endolithische, die ebenfalls großenteils aus Blaualgen besteht, der sich aber auch Grünalgen zugesellen, und die bei der Zerstörung der Felsen naturgemäß eine große Rolle spielt. Ihre kräftigste Entwicklung zeigt sie in etwa 2000 m Meereshöhe. Flechten waren da selten und erschienen mehr auf schwächer geneigten Felsoberflächen, die kräftiger durch Regen benetzt wurden. — Auch die Felsvegetation außerhalb von Europa ist häufiger untersucht worden, und z. B. für Ceylon ist bekannt, daß dort ebenfalls die Blaualgen eine große Rolle bei der Besiedlung nackter Felsen spielen.

Sowie aber die Besiedelung eines ursprünglichen Bodens mit Flechten und Kyanophyceen einmal eingetreten ist, folgen ihnen bald auch Moose [10]), Farne und schließlich Blütenpflanzen. Das Substrat geht dadurch immer mehr aus einem natürlichen Verwitterungsboden in einen „Vegetationsboden" über; denn jede Generation von Pflanzen macht den Boden für die folgende geeigneter, obwohl sie ihm Nährstoffe entzieht. Es geschieht dadurch, daß die absterbenden Teile der Pflanzen, und zwar nicht nur die im Boden befindlichen Wurzeln, sondern auch die oberirdischen Teile: Blätter, Zweige, Aeste und Stämme, wieder in den Boden gelangen und dort eine Zersetzung erfahren. Dabei wird ihre organische Substanz einerseits völlig zerstört,

8) Pond 1905 U. S. Fish. Commission Report for 1903 S. 483. Washington Snell 1908 Flora **99** 213.

9) 1914 Ber. Bot. Ges. **22** 502; vgl. auch Bachmann 1915 l. c. **33** 45 (Einteilung endolithischer Blaualgen in „Felshafter", die Spalten bewohnen, und „Felslöser", die Kalk durch ausgeschiedene Säure lösen). Frey 1922 Ann. of Bot. **36** 541 (Endolithische Flechten, die Kalk durch CO_2-Ausscheidung lösen). Bachmann 1923 Jahrb. wiss. Bot. **62** 20 (Wasserhaushalt von Felsenflechten).

10) Schröter 1908 Pflanzenleben der Alpen.

und es entsteht u. a. Kohlensäure, andererseits wird sie in die schwer weiter zersetzbaren Humussubstanzen[11]) übergeführt, deren Farbe der Erdboden sein braunes bis schwarzes Aussehen verdankt. Durch die Kohlensäureproduktion bei der Zersetzung der Pflanzenreste ist die Bodenluft stets sehr reich an diesem Gas, so daß auch aus diesem Grund der Pflanzenbestand weiter aufschließend auf die Gesteinsmassen des Bodens wirkt. Durch die Humussubstanzen treten weitere wichtige Veränderungen des Erdbodens ein, sowohl in physikalischer wie in chemischer Richtung. In physikalischer Beziehung insofern, als die Humusteilchen, vielfach zwischen den Mineralteilen eingelagert, eine Lockerung des Bodens bewirken, und weil sie seine Wasserkapazität ganz bedeutend erhöhen (S. 51). Die chemische Veränderung beruht auf dem Hinzukommen der Huminsubstanzen[12]).

Humus. Die Huminstoffe[13]), sind gelbbraun bis schwarz gefärbte, durch Zersetzung von organischen Stoffen unter der Mitwirkung von Mikroorganismen entstehende Stoffe, die C, H und O im Molekül führen, und deren Konstitution noch kontrovers ist. Sie treten vorwiegend in kolloidaler Form auf. Soweit sie Säurecharakter besitzen, sei es daß diese Säurenatur auf Phenolhydroxylen beruht, sei es daß sie Karboxylgruppen im Molekül führen, nennt man sie Huminsäuren. Die Chemiker sprechen sie entweder[14]) als Oxydationsprodukte verschiedener Phenole (Phenol, Brenzkatechin, Hydrochinon) an, die vielleicht durch Wasserabspaltung aus Kohlehydraten entstehen; nach anderer Auffassung[15]) bilden sie sich, indem aus Kohlehydraten Lävulose, aus dieser Oxymethylfurfurol entsteht, das dann weiter in Humine umgewandelt wird. Jedenfalls ist Zellulose bzw. Holz[16]) das Ausgangsmaterial für ihre Bildung in der Natur. Der Stickstoffgehalt beruht auf Verunreinigung, wie Detmer[17]) zuerst richtig erkannte.

Der Humus tritt in zweierlei Form auf, als sogenannter milder Humus oder als saurer Humus. Wir müssen diesem Unterschiede nachher noch weiter nachgehen, hier genüge die Bemerkung[18]), daß milder Humus sich z. B. unter krautigen Pflanzengenossenschaften bildet und da allmählich in den darunter liegenden Mineralboden übergeht; in anderen Fällen, so unter Zwergstrauchformationen, bildet sich sauerer Humus[19]).

---

11) Ehrenberg 1918 Die Bodenkolloide. Dresden u. Leipzig.

12) Da diese für Mikroorganismen von großer Bedeutung sind, Mikroorganismen aber an der Bodenaufschließung lebhaft teilnehmen, ergibt sich auch eine indirekte Bedeutung der Humussubstanzen für die grüne Pflanze.

13) Sv. Odén 1919 Kolloidchem. Beih. **11** 75; 1916 Ber. Bot. Ges. **34** 648.

14) Eller u. Koch 1920 Ber. Chem. Ges. **53** 1469.

15) Marcusson 1921 l. c. **54** 542.

16) Fischer u. Schrader 1921 Brennstoffchemie **2** 37.

17) Detmer 1871 Versuchsstat. **14** 248; vgl. auch Süchting 1922 Zeitschr. f. Pflanzenernährung A **1** 113. Der sehr hohe Stickstoffgehalt, den Hilgard in den Böden arider Klimate gefunden haben wollte (1911 Int. Mitt. Bodenkunde **1** 415) und der manche Forscher zu der Meinung führte, der Humus arider Böden sei etwas ganz anderes als der humider Klimate, soll nach Lipman (1916 Soil sc. 285) auf Versuchsfehlern beruhen (Extraktion des Bodens mit NH_3); bei richtiger Darstellung soll nie mehr als 7—8 Proz. N als Beimengung vorkommen. — Amerikanische Literatur über N-Verbindungen im Humus zitiert Miehe 1918 Flora **111/12** 431.

18) Z. B. Arrhenius 1922 Bodenreaktion und Pflanzenleben. Stockholm.

19) Eine Uebersicht über die verschiedenen, mit Humusstoffen verwandten Bildungen, ausgehend von „Torf", d. h. Laubstreu (mit makroskopisch sichtbarer

Boden und Klima. Wir geben einen summarischen Ueberblick[20]) über die Abhängigkeit des Humusgehaltes der Böden von den klimatischen Bedingungen. Daß im humiden Klima der Tropen und Subtropen kein Humus, sondern der unfruchtbare Lateritboden vorherrscht, haben wir schon gehört, desgleichen, daß in stark aridem Wüstenklima (mit weniger als 200 mm jährlichem Niederschlag) Humus wegen der geringfügigen Vegetation fehlt. Auch der im semiariden Klima (jährl. Niederschlag 200—400 mm) weit verbreitete Lößboden kann arm an Humus sein, dann, wenn die Vegetation mangelhaft und die Zersetzung ihrer Reste vollständig ist. Umgekehrt findet sich Humus besonders reichlich im semihumiden Gebiet (400—500 mm Niederschlag) der danach so benannten Schwarzerden[21]), die in Südrußland, Ungarn, Galizien, Rumänien, in Pommern, Westpreußen und Schlesien, auch bei Magdeburg, Hildesheim und Soest, in Nordamerika zwischen Felsengebirge und Mississippi, in Südamerika in Argentinien längs des Paraná vorkommen. Sie sind im allgemeinen an kontinentales Klima gebunden, der höchste Humusgehalt, bis zu 10 Proz., findet sich da, wo bei großer Wärme durch mangelhafte Niederschläge oder dadurch, daß sie in Form von Platzregen fallen und das Wasser alsbald abläuft, die Humuszersetzung hintangehalten wird. Der Humus der Schwarzerden ist milde grobkörnig, reich an Ton und Nährstoffen und die Böden sind durch ihre Fruchtbarkeit berühmt und bei uns für Weizen und Zuckerrübenbau geeignet. — Auch in dem uns wohlvertrauten Braunerdegebiet, dem Gebiet der winterkahlen Laubhölzer (humides Klima mit 500—600 mm Niederschlag) findet sich Humus, wenngleich weniger reichlich, in milder Form und bedingt die Fruchtbarkeit unserer Felder, während in dem stark humiden Gebiet unserer Breiten (über 600 mm Niederschlag), z. B. den Heiden, ausgelaugte, sog. Podsolböden vorkommen, die zwar auch reichlich Humus, aber als sauren, unfruchtbaren Humus, führen. Seine Zersetzung wird hier auch durch mangelhafte Sauerstoffzufuhr unterbunden.

Saurer und milder Humus. Wir müssen nun die Ausführungen über den Unterschied zwischen saurem und mildem Humus, gestützt auf die Darstellung bei Wiegner, noch vertiefen.

Humus ist, ganz abgesehen von seiner chemischen Eigenart, eine „kolloidale Zerteilung" von stark wechselndem Dispersitätsgrad. Liegt er nun in hochdisperser Form vor, so haben wir sauren oder adsorptiv ungesättigten, liegt er in grobdisperser Ausbildung vor, so haben wir milden oder gesättigten Humus vor uns.

Zuerst der saure Humus: Er wirkt, wenn er im Boden vorhanden ist, auf die anderen Bodenteilchen als, wie die Kolloidchemiker sagen, Schutzkolloid, d. h. er schützt die als Hydrosole vorhandenen Teilchen von Aluminiumhydroxyd, Eisenhydroxyd, kolloidaler Kieselsäure davor, daß sie sich gegenseitig ausfällen, oder durch andere im Bodenwasser gelöste Salze (Ionen) ausgefällt werden —, während ohne Gegenwart eines solchen Schutzkolloids entgegengesetzt geladene Teilchen sich unter Entladung gegenseitig ausfällen würden und dadurch eine Dispersitätsverminderung im Boden erzielt werden würde. Für solche saure Böden ist vor allem charakteristisch, daß es nie zu einer gegenseitigen Ausfällung von Aluminiumhydroxyd und Kieselsäure kommt, mit anderen Worten es fehlt ihnen der Ton. Da alle feinen Verteilungen ausgewaschen werden[22]), ist solcher Boden auch arm an Nährsalzen; für das Auge, ist er, da auch das Eisen nach unten entführt wird, falls nicht allzuviel Humus vorhanden ist, bleich anzusehen

organisierter Struktur), und über „Moder" (Pflanzenreste mit mikroskopischer Struktur) und „Mull" (mikroskopisch sichtbare Ausscheidungen niederer Tiere) führend zu echtem, im allgemeinen nur ultramikroskopisch aufzulösenden Humus gibt Wiegner l. c. S. 32.

20) Wiegner Anm. 5.

21) Kossowitsch 1911 Int. Mitt. f. Bodenkunde 1 199. Hohenstein 1919 l. c. 9 1 u. 125.

22) Der Boden wird „podsoliert".

(Bleichsand): es ist leichter, armer Boden, wie er uns z. B. in Hochmooren, Rohhumus der Wälder, versäuertem Ackerboden usw. entgegentritt. Die Kiefernböden der Mark Brandenburg, die Heideböden sind Beispiele[23]).

Nun kann aber der fein disperse, saure Humus als negativ geladenes Kolloid falls genügende Mengen von positiv geladenen, zumal mehrwertigen Ionen, z. B. Calciumionen vorhanden sind, seinerseits durch diese koaguliert werden, und er geht dann in grobdispersen, adsorptiv gesättigten, milden Humus über[24]). In dieser Form schützt er — seinerseits nicht mehr hochdispers, auch die anderen Teilchen des Bodens, so das + geladene Eisen- und Aluminiumhydroxyd, die — geladene Kieselsäure und Aluminiumkieselsäure, nicht mehr vor Zusammenflockung, sie fällen sich, falls entgegengesetzt geladen, gegenseitig aus oder werden durch Salz(Ionen)wirkung ausgeflockt. So entsteht aus der Einzelkonstruktur die Krümelstruktur der milden Humusböden mit allen ihren für die Pflanzenwurzeln günstigen Eigenschaften[25]). Besonders wichtig ist es, daß es in milden Humusböden zu einer gegenseitigen Ausflockung der negativ geladenen kolloiddispersen Kieselsäure und des positiv geladenen kolloiddispersen Aluminiumhydroxyds kommt, eine Ausfällung, die um so vollständiger verläuft, je genauer gleich die entgegengesetzten Ladungen dieser beiden dispersen Phasen sind. So entstehen die „Zeolithe", die wichtigsten tonigen Bestandteile, welche die Böden „schwer" machen. Aluminiumsilikate von gelartiger Beschaffenheit und im übrigen wechselnder Zusammensetzung und verschiedenem Wassergehalt, Gele von gewaltiger innerer Oberfläche, die sich mit im Bodenwasser gelösten Basen, Alkali und Erdalkalihydroxyden verbinden. Die Calciumzeolithe sind körnig und wasserdurchlässig, etwas weniger die Kalizeolithe, während Natronzeolithe stark zur Dispersitätsvergrößerung, „Verschleimung" neigen. Solche milde schwere Humusböden, für die wir als Beispiele guten Acker- oder Waldboden, Boden von Niederungsmooren, nennen können, sind auch gute Wohnstätten für Bodenbakterien, durch deren Tätigkeit der Stoffumsatz, der Kreislauf des Stickstoffes und anderer Nährstoffe gefördert, vor allem aber reichlich Kohlensäure gebildet wird, die den Boden lockert[26]). Daß auch

23) Da in Wasser suspendierte Teilchen im allgemeinen negativ geladen sind, wirken die ebenfalls negativ geladenen Hydroxylionen, die in alkalischen Böden vorhanden sind, dispersitätssteigernd. Darum sind Sodaböden im Gegensatz zu solchen, die neutrale Salze führen (Bitter- oder Glauber- oder Kochsalz) „dicht und schleimig", neigen bei starker Wasserzufuhr zum schlammigen Zerfließen, in trockenen Zeiten können sie steinhart sein. (Literatur bei WIEGNER Anm. 5. Auch J. BERNATSKY 1914 Jahresber. Ver. f. ang. Bot. **12** 44.) v. SIGMOND 1911 Int. Mitt. Bodenkunde **1** 44.

24) Wird eine bestimmte Dispersitätsvergröberung durch ein Mol. eines 3-wertigen Ions — Al — bedingt, so ist zur gleichen Aenderung die 20-fache Menge eines 2-wertigen und die etwa 350-fache eines 1-wertigen Ions nötig („SCHULZEsche Regel").

25) Platzregen wirken also nicht nur dadurch schädlich, daß sie Nährsalze aus dem Bereich der Wurzeln auswaschen können, sondern auch dadurch, daß sie durch Entfernung der koagulierend wirkenden Salze die Dispersität des Bodens steigern und die Teilchen zusammenschwemmen. Frost soll umgekehrt dadurch günstig wirken, daß er Salzanreicherung, dadurch Dispersitätsvergröberung bewirkt. — Kalkung wirkt aus gleichem Grunde günstig, nicht nur durch Zufuhr des Nährstoffes Ca. (Näheres bei WIEGNER Anm. 5.)

26) Von der riesenhaften Literatur über Bodenmikroben seien folgende Arbeiten genannt: RAHN 1912 Cbl. Bakt. II **35** 429. CHRISTENSEN 1915 l. c. **43** 1.

größere Tiere, Regenwürmer, Käfer, Ameisen, Nagetiere als stete Bewohner solcher Böden bekannt sind und zur Lockerung und Lüftung beitragen, sei hier nur nebenher gesagt[27]). Auch daran sei nur kurz nochmals erinnert, daß der Humus mit seinen quellbaren Teilchen die Wasserkapazität des Bodens stark steigert (S. 51 u. 151).

Bodenabsorption. Wir wenden uns nun zu einem Phänomen, das von großer Wichtigkeit für die Vegetation ist, der „Bodenabsorption“[28]). Man versteht darunter die Tatsache, daß im Wasser gelöste Stoffe an oder in den Bodenteilchen festgelegt werden. So kann es zu Umsetzungen kommen, infolge deren bisher gelöste Stoffe gebunden, bisher gebundene in Freiheit gesetzt werden.

Zum Zweck der Demonstration solcher Absorptionsvorgänge kann man eine Lösung von Indigokarmin, oder eine gelbgefärbte Jauche durch eine Bodenschicht von einiger Dicke durchfiltrieren lassen, beide Lösungen werden farblos ablaufen. Wäre die Absorption auf Farbstoffe beschränkt, so hätte das für die Pflanzenwelt keine Bedeutung; es werden aber auch anorganische Salze im Boden festgehalten, so daß die Lösungen solcher, nachdem sie Bodenschichten passiert haben, an Konzentration abgenommen, auch wohl einzelne Bestandteile ganz verloren haben. Gießt man z. B. eine der S. 135 erwähnten Nährlösungen auf den Boden, so werden aus ihr K und Phosphorsäure stark festgehalten, und diesen Stoffen schließt sich das NH_3 an; Ca und Mg werden viel schwächer gebunden. Die außer der Phosphorsäure in Betracht kommenden Säuren, die Salpeter- und Salzsäure dagegen werden nicht, die Schwefelsäure nur schwach absorbiert.

Nicht jeder Boden hat die Fähigkeit zur Absorption: In Sand[29]) fehlt sie ganz, in Humus und Zeolith führenden Böden ist sie stark. Der Erscheinung liegen übrigens recht komplizierte Vorgänge zugrunde. Zum Teil handelt es sich um rein physikalische Vorgänge, indem die Stoffe durch Oberflächenwirkung der Bodenteilchen — und zwar handelt es sich dabei in erster Linie um die gewaltige innere Oberfläche der Humus- und Zeolithteilchen — festgehalten und gegebenenfalls durch andere von den Oberflächen verdrängt werden, und solche physikalische Vorgänge gleiten unmerklich über zu chemischen Umsetzungen, die mehr oder minder streng nach stöchiometrischen Gesetzen verlaufen. Hierbei spielt vor allem der sog. Basenaustausch eine Rolle: Jene Zeolithe — Austauschzeolithe genannt — halten im allgemeinen Kalium und Ammonium fester als Natrium oder Calcium

Id. 1913 l. c. **37** 414 (Hoch- und Niederungsmoor). Arnd 1916 l. c. **45** 554 (Hochmoor). Schulz 1913 Diss. Jena (Waldboden). Räuder 1914 Forstwiss. Cbl. **36** 195 (Wald). Waksman 1917 Soil sc. **3**. Vierling 1921 Cbl. Bakt. II **52** 193 (Mykobakterien). F. Esmarch 1914 Hedwigia **55** 224 (Kyanophyceen). Rahn 1913 Cbl. Bakt. II **36** 419 (Protozoen). Süchting 1922 Zeitschr. f. Pflanzenernährung A **1** 113. Zusammenf. z. B. bei Wiessmann 1921 Naturwiss. Wochenschr. S. 489.

27) Ueber Tierleben in Schwarzerden vgl. Kossowitsch Anm. 21 und Hohenstein Anm. 21. Die Bedeutung niederer Tiere für die Bodenbildung behandelt C. Ramann 1911 Int. Mitt. Bodenkunde **1** 138. Ueber Regenwürmer s. S. 49 Anm. 10.

28) Man vergleiche die ausführliche Darstellung in Ramann 1911 Bodenkunde. 3. Aufl. Wiegner l. c. Lichtenwabner 1923 Soil sc. **15** 157 (Absorption durch kolloides Fe_2O_3 und Al_2O_3).

29) Hier tritt nur Adsorption an der Oberfläche der Quarzteilchen ein. Wolkoff 1917 scil. sc. **3** 561.

und Magnesium. Erstere werden im Boden „unlöslich“ gemacht, letztere fließen hindurch. Da es sich indes bei allen Absorptionsvorgängen um Massenwirkungen und Gleichgewichtszustände handelt, können sie bei geeigneter Konzentration der betreffenden Stoffe auch umgekehrt verlaufen; bei sehr großem Ueberschuß von Ca kann z. B. das K aus dem Boden herausgedrängt werden.

Im allgemeinen, so kann man sagen, sind die Absorptionserscheinungen für die Pflanzen günstig. Das unentbehrliche Kalium, das N-liefernde Ammonium bleiben im Bereich der Pflanze. Auch Phosphorsäure wird im Boden festgehalten, dadurch, daß sie mit Tonerde, Eisen, Magnesia oder Kalk unlösliche Verbindungen bildet. Ungünstig ist es allerdings, daß Salpetersäure im Boden nicht festgehalten wird, oder daß reichliche Kalizufuhr einen Boden entkalken kann. Demnach kann reichliche Stickstoffdüngung mit KNO_3 oder $NaNO_3$ den unbeabsichtigten Effekt haben, daß sie zu einer Verarmung des Bodens an dem als Nährstoff und Dispersitätsregulator wichtigen Calcium führen kann.

Die Bedeutung der Bodenabsorption für die Pflanzen besteht darin, daß in einem Verwitterungsboden, der anfänglich arm an Pflanzennährsalzen ist, allmählich eine Anreicherung an solchen stattfinden kann. Ferner sind die im Boden absorbierten Stoffe durch die Absorption vor dem Ausgewaschenwerden durch den Regen in hohem Maße geschützt, können aber doch durch die Pflanze aufgenommen werden. Der Schutz gegen Auswaschung ist allerdings kein absoluter; aber es bedarf nach den Untersuchungen von Peters[30]) doch ganz beträchtlicher Wassermengen, um einen absorbierten Körper aus der Erde zu entfernen. Schließlich ist noch von großer Wichtigkeit der Umstand, daß die einzelnen absorbierten Stoffe, in außerordentlich feiner Verteilung im Erdboden enthalten sind; daß sie in solcher Gestalt ungleich viel leichter der Pflanze zugänglich sind, wird sich in der Folge ergeben. Nicht nur Nährsalze, auch andere Stoffe, z. B. die Salze der Schwermetalle, werden absorbiert. Da diese in der Regel schwere Gifte für die Pflanze sind, hat der Erdboden eine entgiftende Wirkung[31]).

Wurzelausscheidungen. Die Pflanze findet also im Boden eine sehr verdünnte Nährlösung vor, und wenn sie aus dieser die für sie wichtigen Salze entnimmt, so müssen dafür andere, bisher absorbiert gewesene, in Lösung gehen. Jedoch darf man nicht glauben, daß sie auf die gelösten Stoffe allein angewiesen sei, vielmehr vermag sie sich auch feste Partikel nutzbar zu machen, indem sie diese durch die Tätigkeit ihres Wurzelsystems auflöst. Da die Wurzel auch der Wasseraufnahme dient, wurde schon früher (S. 51) ihre Ausbreitung im Boden besprochen. Im allgemeinen findet die Wurzel Wasser und Nährsalze an der gleichen Stelle, und es sind wenige Einrichtungen bekannt, die als besondere Anpassungen zur Aufnahme der Nährsalze betrachtet werden können. Dahin gehört das Verwachsen der Wurzelhaare mit den Bodenpartikelchen, ein Punkt, auf den wir früher nicht eingegangen sind. Die im Boden erwachsenen Wurzelhaare können nicht die regelmäßige Gestalt haben wie im

30) Peters 1860 Versuchsstat. 2 135.

31) Ueber Giftwirkung, die unter Umständen zur Unfruchtbarkeit führen kann, vgl. Schreiner u. Reed 1907 U. S. Depart. Agric. No. 40.

Wasser entstandene; bei ihrem Längenwachstum stoßen sie überall auf Widerstände, die sie nicht überwinden, die sie nur umgehen können. Dabei wird aber das Wurzelhaar unregelmäßig (Fig. 24) und legt sich den kleinen Bodenpartikeln so fest an, daß man wohl von einer Verwachsung reden kann. In der Tat bleiben an den Strecken einer Wurzel, die mit Wurzelhaaren bedeckt sind, die Erdteilchen anhaften, wenn die Pflanze vorsichtig aus dem Boden genommen wird, und es heben sich diese Teile deutlich von den weißen Wurzelspitzen ab, die noch keine Wurzelhaare haben, und ebenso von den älteren Wurzelpartien, die die Haare schon wieder verloren haben. Die Erde umgibt die Wurzel in Form eines sog. Höschens (Fig. 25). Die innige Verwachsung mit den Bodenpartikelchen erleichtert nun der Wurzel die Aufnahme derjenigen Substanzen, die durch Aufschließung des Bodens in Lösung gehen. Die Aufschließung aber wird gefördert durch gewisse Ausscheidungen aus den Wurzelhaaren.

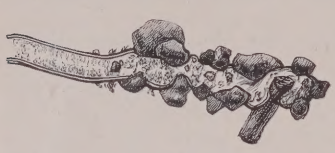


Fig. 24. Spitze eines Wurzelhaares mit Bodenteilchen versehen. Aus „Lehrbuch der Botanik für Hochschulen".

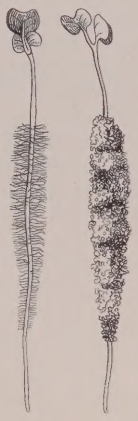


Fig. 25. Keimpflanze des weißen Senf. *I* direkt aus der Erde genommen, mit anhaftenden Erdpartikeln. *II* nach Abwaschen in Wasser. Nach Sachs, Vorlesungen.

Schon lange bekannt sind die in der Natur vorkommenden Wurzelabdrücke auf Kalkstein. Sachs [32]) hat sie nachgeahmt, indem er Tafeln von poliertem Marmor in einen Blumentopf legte, mit Sand überdeckte und dann Pflanzen ihre Wurzeln auf dem Marmor ausbreiten ließ. Nach einiger Zeit zeigten sich auf der Platte Korrosionsfiguren, die mit dem Wurzelverlauf übereinstimmten; und zwar fand sich der Verlauf der Hauptwurzel und der Nebenwurzeln, soweit sie dem Marmor dicht angelegt waren, bei der Bohne z. B. durch scharfe, etwa $^1/_2$ mm breite, aber wenig tiefe Rinnen eingezeichnet, und daneben war eine duftige, wolkige Rauheit zu bemerken, die von den Wurzelhaaren herrührte. Aehnliche Erfolge erhielt Sachs bei Verwendung von Dolomit, Magnesit und Osteolith; sie beweisen, daß neben kohlensaurem Kalk auch kohlensaures Magnesium und phosphorsaurer Kalk gelöst werden können. Auch die Erfahrungen mit Wasserkultur oder Sandkultur lehren Aehnliches. Es können äußerst schwer lösliche Stoffe aufgenommen werden, besonders wenn sie fein gepulvert sind, also mit einer möglichst großen Wurzeloberfläche in Berührung gelangen können. So kann man, wie oben gezeigt, in Wasserkultur die Phosphorsäure als Tricalciumsalz und als Eisensalz bieten; so kann schwer lösliches Aluminiumphosphat und Apatit als P-Quelle verwertet werden, und Kalium-Aluminiumsilikate wie Muskovit,

32) Sachs 1865 Handb. d. Experimentalphysiologie S. 189. Leipzig.

Nephelin u. a. können für manche Pflanzen als mehr oder weniger gute Kaliquellen dienen[33]).

Diesen Erfolg darf man wohl der Kohlensäure zuschreiben, die von den Wurzelhaaren wie von allen lebenden Zellen ausgeschieden wird; aber schon Liebig[34]) machte da auf eine Schwierigkeit aufmerksam: „Eine junge Roggenpflanze . . . . empfängt ihre mineralische Nahrung aus einem Erdvolum, welches beim andauerndsten Auslaugen mit reinem oder kohlensäurehaltigem Wasser noch nicht den hundertsten Teil der Phosphorsäure und Stickstoffmenge und noch nicht den fünfzigsten Teil des Kalis und der Kieselsäure abgibt, welche die Pflanze aus der Erde aufgenommen hat. Wie läßt sich unter solchen Verhältnissen annehmen, daß das Wasser ausreichend gewesen wäre, um durch sein Auflösungsvermögen allein alle die Stoffe übergangsfähig in die Pflanze zu machen, die wir darin vorfinden?"

Um Anhaltspunkte zu gewinnen, wieviel für die Pflanze zugängliche Nährstoffe ein Boden enthält, wird von den Agrikulturchemikern eine Auslaugung des Bodens entweder mit kohlensäuregesättigtem Wasser (Mitscherlich) oder einer 1-proz. Zitronensäure vorgenommen; denn es hat sich gezeigt, daß die Pflanze etwa so viel Kali und Phosphorsäure aufzunehmen vermag, als ob sie schwache Zitronensäure ausschiede[35]). Auch durch mehrstündiges Dämpfen des Bodens mit Wasser unter Ueberdruck und Analyse des so gewonnenen Bodenextraktes hat man die Kalimenge, die eine Pflanze aus einem Boden aufnehmen kann, quantitativ zu fassen gesucht[36]). Es fragt sich nun, ob manche Pflanzen auch andere, stärkere Säuren als CO_2 aus der Wurzel zu sezernieren vermögen, und diese Frage ist ebenso oft mit ja als mit nein beantwortet worden. Schon in den 60er Jahren des vorigen Jahrhunderts wurde bekannt, daß bestimmte Leguminosen (Lupinen u. a.), ferner Rüben, Hanf, Buchweizen usw., Rohphosphate, die als Dünger gegeben werden, besser aufschließen als Gräser[37]). Daran schließt sich ein langwieriger, bis heute noch nicht ausgetragener Streit, ob dieser Unterschied auf qualitativ oder quantitativ verschiedene Ausscheidung von Säure oder auf verschiedene Ausgestaltung des Wurzelsystems (Flachwurzeligkeit bei Gräsern, Tiefwurzeligkeit bei anderen Pflanzen) zurückzuführen ist[38]). Ferner ist z. B. von Kunze[39]) für einige Pflanzen die Ausscheidung von Ameisensäure behauptet worden. Dagegen wurde dann von anderer Seite[40]) betont,

33) Prianischnikow 1901 Versuchsstat. **56** 107; 1905 Versuchsstat. **63** 151; 1912 Versuchsstat. **77** 399. Bassalik 1913 Zeitschr. f. Gärungsphys. **3** 15. de Turk 1919 Soil sc. **8** 269. Haley 1923 l. c. **15** 167.

34) Liebig 1862 Die Chemie in der Anwendung auf Agrikultur. 7. Aufl. II S. 108. Braunschweig.

35) Man vgl. auch König 1907 Versuchsstat. **66** 401.

36) Außer älterer Literatur vgl. Schäfer 1922 Diss. Münster; Kröger 1922 Diss. Münster.

37) Auch Gräser zeigen Unterschiede: Gerste schließt schwer lösliche Phosphate nur dann gut auf, wenn sie außerdem physiologisch saure Düngemittel (S. 158 Anm. 45) erhält, Hafer auch ohne solche (Söderbaum 1904 Landwirtsch. Versuchsstat. **68** 450; Prianischnikow 1907 ebenda **71** 212).

38) Lemmermann 1922 Zeitschr. f. Pflanzenernährung B **1** 201 v. Wrangell 1920 Versuchsstat. **96** 209. Pfeiffer 1922 Zeitschr. f. Pflanzenernährung B **1** 313. König u. Hasenbäumer 1922 ebenda A **1** 3, u. 1922 Landwirtsch. Jahrb. **57** 88.

39) Kunze 1906 Jahrb. wiss. Bot. **42** 357. Vgl. auch Lemmermann 1907 Versuchsstat. **67** 207.

40) Stoklasa 1908 Jahrb. wiss. Bot. **46** 55.

daß solche Säureausscheidung nur bei Wurzeln in stark luftarmem Boden möglich sei. Mit MITSCHERLICH[41]) dürfen wir jedenfalls sagen, daß einwandfreie Beweise dafür, daß Wurzeln auch andere Säuren als Kohlensäure ausscheiden, noch ausstehen. Wichtig ist es aber zu betonen, daß es eine Reihe von Prozessen im Boden gibt, die zweifellos gesteinslösend wirken müssen, nämlich:

1. Die Wurzelhaare und die Wurzelhaubenzellen sind kurzlebig; in dem Maße, wie sie neu gebildet werden, sterben die alten ab. Dann muß aber ihr Zellsaft austreten und (da er sauer ist) lösend auf den Boden wirken.

2. Zweifellos spielt die Produktion von Säuren oder sauren Salzen durch Mikroorganismen eine große Rolle bei der Aufschließung der Böden. Wir werden Säureproduktion bei verschiedenen Bakterien[42]), die regelmäßig im Boden vorkommen, noch kennen lernen. Einstweilen sei auf die Nitrobakterien hingewiesen, die aus Ammoniak Salpetersäure produzieren und aufschließend wirken. Während diese nicht nur in Kulturböden, sondern auch im anorganischen Naturboden gedeihen, bedürfen andere säureproduzierende Bakterien organischer Stoffe zu ihrer Ernährung. Sie finden sich dementsprechend da, wo ihnen die Reste von Organismen als Nahrung dienen. Aber auch die organischen Stoffe, die bei Düngung mit Mist in den Boden gelangen, fördern ihr Wachstum. So kann man verstehen, daß die Mistdüngung unter Umständen mehr fördert als reine Mineraldüngung, obwohl die höhere Pflanze nur Mineralstoffe bedarf[43]). Auch auf höhere Pilze ist hinzuweisen die mit Algen verbunden, die Flechten bilden. Manche von ihnen[44]) vermögen durch ausgeschiedene Säuren Glimmer, Granat, jedoch nicht Quarz, Bergkristall oder Flint zu lösen. Die Stoffe, die sie so aus „unlöslichem" Gestein aufgenommen haben, kommen dann später anderen höheren Pflanzen zugute[45]).

Welcherlei Säuren diese Mikroben bilden, hängt von der Art der Mikroben und von ihren Lebensbedingungen ab. Die ausgesprochene Azidität in stark sauren Böden ohne Abfluß (Moor-, Heideböden), die so stark sein kann, daß die Säure auf viele Pflanzen schädlich wirkt, und eventuell durch Kalkung unschädlich gemacht werden muß, soll nach den einen Forschern auf Oxal-, Essig- und andere organische Säuren (SV. ODÉN), nach anderen aber auf freie Schwefelsäure, die durch Einwirkung von Atmosphärilien auf Schwefelkies (Markassit) entsteht, zurückzuführen sein. Saure Reaktion des Bodens kann natürlich auch auf Humussäuren zurückzuführen sein, doch sind diese so schwache Säuren, daß sie jedenfalls als solche auch für empfindliche Pflanzen kaum schädlich sein können.

---

41) MITSCHERLICH 1922 Zeitschr. f. Pflanzenernährung B **1** 553. Ueber Ausscheidung organischer Stoffe durch Wurzeln (Zucker, Aepfelsäure) vgl. SCHULOW 1913 Ber. Bot. Ges. **31** 37. Diastase (Kap. 12) wird entgegen anderen Behauptungen nicht sezerniert.

42) KOCH u. KRÖBER 1906 (FÜHLINGS Landw. Ztg.) Bot. Cbl. **102** 329; KRÖBER 1909 Bot. Cbl. **113** 140 Ref.

43) Eine Methode für Ernährungsversuche mit höheren Pflanzen in bakterienfreien Böden hat (SCHULOW 1911 Ber. Bot. Ges. **29** 504) angegeben.

44) E. BACHMANN 1907 Jahrb. wiss. Bot. **44** 1; 1911 Ber. Bot. Ges. **29** 261 (hier weitere Literatur); 1917 **34** 464.

45) Es ist schon mehrfach darauf hingewiesen, daß eine Erschließung von Nährstoffen auch in der Weise ermöglicht wird, daß die Wurzel die Nährlösung ansäuert, worauf dann diese lösend wirkt. So zeigte PRIANISCHNIKOW (1902 Versuchsstat. **56** 107), daß gewisse Gramineen die schwerstlöslichen Phosphorsäurequellen (Apatit) nur dann ausnutzen können, wenn ihnen der Stickstoff (statt als Salpeter) als Ammoniumsulfat zur Verfügung gestellt wird. Diese Tatsache ist zu erklären durch rasche Aufnahme der Base (NH_4OH) des hydrolytisch in Base und Säure dissoziierten Salzes, dann bleibt die Schwefelsäure übrig und wirkt auf das Calciumphosphat lösend. Spätere Untersuchungen desselben Autors (1905 Ber. Bot. Ges. **23** 8) ergaben die gleiche aufschließende Wirkung des Ammoniumnitrats. Wie schon gesagt, nennt man die Ammoniumsalze aus diesem Grunde: physiologisch sauer. Wenn umgekehrt Salpeter physiologisch alkalisch ist, so liegt das wohl daran, daß die von der Wurzel ausgeschiedene CO_2 Spuren von Salpetersäure aus dem Salpeter frei macht, die aufgenommen werden, während sich K_2CO_3 im Boden ansammelt. — Weitere Literatur über diese Frage: MITSCHERLICH 1911 Versuchsstat. **79** 71, und 1913 **79** 71. HASELHOFF 1922 Zeitschr. f. Pflanzenernährung B **1** 207. LEMMERMANN 1923 Zeitschr. f. Pflanzenernährung B **1** 201.

3. Baumann und Gully[46]) hatten gelehrt, daß die Zellmembran von Sphagnum Salze zerlegen könne, indem sie die Base adsorbiere, die Säure in Freiheit setze, und Wieler[47]) hatte diese Ergebnisse auf alle Zellmembranen ausgedehnt. Neuere Forschungen zeigen, daß es sich dabei um Folgendes handelt: Fügt man zu einem Boden die Lösung eines Neutralsalzes, etwa NaCl, so wird unter Umständen ein Austausch stattfinden zwischen dem Na und dem Aluminium, das als Aluminatsilikat im Boden vorliegt[48]). So erscheint in der Bodenlösung das sauer reagierende Aluminiumchlorid. Die Agrikulturchemiker, für die diese Erscheinung wichtig ist, da sie bei Düngung mit Mineralsalzen zu einer für die Kulturpflanzen schädlichen Säuerung führen kann, sagen in diesem Falle, der Boden besitze „Austauschazidität“[49]). In anderen Fällen soll der Austausch sich derart vollziehen, daß Säure, die vorher an Bodenteilchen adsorbiert war, von diesen Teilchen durch das zugegebene Salz verdrängt wird. Auch in diesem Falle muß Säuerung der Bodenlösung erfolgen (Sv. Odén). Hydrolytische Azidität[49]) wird einem Boden dann zugeschrieben, wenn aus der ihm zugesetzten Lösung eines hydrolytisch dissoziierten Salzes, etwa eines Alkaliazetates oder Phosphates, die Base vom Boden absorbiert wird, die Säure aber frei bleibt. Im Gegensatz zu der oben (unter 1. und 2.) beschriebenen „aktiven Azidität“ eines Bodens sind also Austausch- und hydrolytische Azidität sozusagen latente Aziditätsformen, die erst bei Zufuhr von Salzen in die Erscheinung treten.

Beträgt p_H des Bodens = 3,7, so schadet solche Azidität den meisten Kulturpflanzen. Aber auch wenn die Azidität geringer ist, kann sie gleichwohl durch Erhöhung der Löslichkeit von Al (Mirasol 1920 Soil sc. **10** 153, vgl. auch S. 144 Anm. 92), Mn oder Fe schaden. Das Gegenstück dazu ist die Erscheinung, daß alkalische Bodenreaktion durch Unlöslichmachen des Fe schädlich werden kann.

Es wurde oben schon die fortwährende Neubildung der Wurzelhaare[50]) erwähnt. Unzählige Wurzelhaare entstehen so Tag für Tag an einer Pflanze, dringen in neue Bodenmassen ein, umwachsen die Bodenteilchen und entziehen ihnen die absorbierten Nährsalze oder machen feste Teile löslich. So wird ein immer größerer Umkreis der Pflanze von dieser ausgenutzt. — Für die Aufnahme des Wassers sowie der in ihm gelösten Stoffe wäre die fortdauernde Eroberung neuer Bodenteilchen weniger wichtig, da ja nach jeder Aufnahme von Bodenflüssigkeit an einer bestimmten Stelle sofort wieder eine Bewegung stattfindet, die einen Ausgleich herbeiführt (Ausnahmen vgl. S. 50). Eine solche Fernwirkung ist aber bezüglich der festen Stoffe nicht möglich, und deshalb ist für deren Aufnahme Verwachsung und Neubildung von Wurzelhaaren von besonderer Bedeutung. Stellen somit die Wurzelhaare das gewöhnliche Organ der Nährstoffaufnahme vor, so gibt es doch, wie schon erwähnt, zahlreiche Pflanzen, bei denen

46) 1910 Mitt. bayr. Moorkulturanst. **4** 31.

47) Wieler 1912 Ber. Bot. Ges. **30** 394. Dazu: Sv. Odén 1916 Int. Mitt. Bodenkunde **6** 81; 1916 Ber. Bot. Ges. **34** 648.

48) Allerdings nur dann, wenn sich in dem Molekül das Al in Kationenstellung befindet. Liegen in dem Boden nur gesättigte Aluminatsilikate vor, in denen Al in Anionenstellung steht, die Kationenstellung von K, Na, Ca oder Mg eingenommen wird, so fehlt dem Boden die Austauschazidität. Behandelt man ihn dann mit Säuren oder mit Aluminiumchlorid, so wird dadurch Al unter Verdrängung der genannten Basen in Kationenstellung überführt, und damit erhält der Boden Austauschazidität; diese kann man ihm durch Kalkung wieder nehmen, eine Maßnahme, die der Landwirt oft anwendet. — Schüttelt man austauschsaure Böden mit NaCl-Lösung, so kann man also in dieser nachher Al nachweisen. Schüttelt man aber durch Kalkung der Austauschazidität beraubte Böden mit NaCl, so geht nunmehr kein Al, sondern Ca in Lösung, weil Na das Ca verdrängt (S. 154).

49) Kappen 1920 Versuchsstat. **98** 277. Kappen u. Liesegang 1922 l. c. **99** 191 (hier Lit.). Robinson 1921 Soil sc. **11** 353. Hissink 1922 Int. Mitt. Bodenkunde **12** 81.

50) Ueber besondere Anpassungen bei Xerophyten vgl. Renner 1915 Hdwb. d. Naturwissensch. **10** 667.

sie vollkommen fehlen, oder unter gewissen Bedingungen — z. B. in Wasserkultur — nicht ausgebildet werden (S. 54). Dann werden die Nährstoffe entweder durch gewöhnliche Epidermiszellen aufgenommen, oder — und das ist ein sehr häufiger Fall — durch Pilze, die an und in der Wurzel leben (vgl. Kap. 18). An der normalen Wurzel können auch die jungen Epidermiszellen, die noch keine Haare ausgebildet haben, Nährstoffe aufnehmen [51]).

Endlich ist hier noch ein letzter Punkt zu besprechen. Die Wurzeln fördern die Aufnahme der Nährstoffe auch dadurch, daß sie sich in einem nährstoffreichen Boden stärker verzweigen als in einem nährstoffarmen. Nobbe [52]) erwies dies dadurch, daß er Klee und Mais in einem Boden kultivierte, der durchweg aus derselben Grundsubstanz bestand, von welcher aber Schichten, die unverändert blieben, abwechselten mit anderen, die mit Nährlösung begossen waren. Entsprechende Erfahrungen machte Thiel und Höveler [53]) mit Böden, die aus abwechselnden Sand- und Humuslagen bestanden. Strenger Kritik halten diese Versuche nicht alle stand; so liegen denn auch gegenteilige Angaben in der Literatur vor [54]).

Besiedelung des Bodens. Es bleibt nun noch zu besprechen, inwieweit Verschiedenheiten in der chemischen Zusammensetzung des Bodens seine Besiedelung mit Pflanzen beeinflussen. Wie die erste Besiedelung eines Felsens und seine Umwandlung in Boden unter dem Einfluß der genügsamsten Pflanzen vor sich geht, wurde schon mitgeteilt, auch darauf hingewiesen, daß durch die Humusbildungen, die nicht nur aus Pflanzen-, sondern auch aus Tierresten oder Mist hervorgehen, die Fruchtbarkeit des Bodens zunimmt. In der Natur gibt es nun aber Böden, die vegetationsfrei sind; das kann verschiedene Gründe haben. Die schwere Zersetzbarkeit gewisser Mineralien dürfte an erster Stelle zu nennen sein, und Beispiele für solche liefern etwa die Laven, die nur äußerst langsam von einer Vegetation bedeckt werden [55]). Daneben mag es wohl vorkommen, daß ein Gestein verwittert, aber die für die Pflanze notwendigen Elemente nicht alle enthält, und andererseits kann auch ein zu großer Gehalt an Mineralsalzen das Aufkommen der Pflanzen verhindern; es kann schließlich an Wasser fehlen. Der größere Teil der Erdoberfläche bietet indes den Pflanzen die zum Gedeihen nötigen chemischen Bedingungen und ist deshalb auch mit Vegetation bedeckt; aber diese Pflanzendecke trägt an verschiedenen Orten ein sehr verschiedenes Gepräge. Soweit wir über die Ursachen dieser Verschiedenheit orientiert sind, müssen wir sagen, daß vor allen Dingen das Klima und der Boden maßgebend für die Verteilung der

51) Kny 1898 Ber. Bot. Ges. **16** 216.

52) Nobbe 1862 Versuchsstat. **4** 217 u. 318; 1868 Versuchsstat. **10** 1 u. 94.

53) Thiel zit. bei Sachs Handb. d. Exp.-Physiol. 1865 S. 178. Höveler 1892 Jahrb. wiss. Bot. **24** 294.

54) Vgl. W. Magnus 1912 Nachrichten aus d. Klub d. Landwirte S. 5308. Moebius (1904 Ber. Bot. Ges. **22** 563) fand bei Xanthium stärkere Verzweigung der Wurzeln in nährstoffarmem Boden; Mais dagegen verhielt sich den Erfahrungen Nobbes entsprechend (Moebius; brieflich). Benecke (1903 Bot. Ztg. **61** 19) bestätigte Knops Befunde, daß in nährstoffarmen, besonders stickstoffarmen Medien Wurzeln stark in die Länge wachsen. Siehe auch Brenchley u. Jackson 1921 Ann. of Bot. **35** 533; Gericke 1921 Bot. Gaz. **72** 404.

55) Man vgl. Treub (1888 Annales Buitenzorg) und Ernst (1907 Vierteljahrsschrift Naturf. Ges. Zürich) über Krakatau; Schimper (1898 Pflanzengeogr. auf physiol. Grundlage S. 200. Jena) über Gunung Guntur.

Pflanzen sind. An dieser Stelle interessiert uns nur der Boden, und wir wollen z. B. auf die lang bekannte Tatsache hinweisen, daß ein salzhaltiger Meeresstrand ebenso seine eigenartige Flora hat, wie im Binnenland der kalkhaltige Boden eine andere Pflanzengenossenschaft zu tragen pflegt als kalkarmer Sand oder Urgestein. Man unterscheidet in der Pflanzengeographie zwischen „bodensteten“ [56]) Pflanzen, die in hohem Grade an eine bestimmte Bodenbeschaffenheit gebunden sind, und „bodenvagen“, die auf verschiedenen Böden gedeihen.

Sand- und Salzpflanzen. Bodenstet sind unter anderen bestimmte Dünenpflanzen, die als Psammophyten, „Sandpflanzen“, zu bezeichnen sind (Psamma arenaria u. a.) [57]). Sodann gibt es „Salzpflanzen“, die in der Natur vorzugsweise oder ausschließlich auf einem Boden vorkommen, der viel Chlornatrium enthält, also z. B. am Meeresstrand, wo man im allgemeinen einen Kochsalzgehalt von rund 3 Proz. im Boden voraussetzen darf. Soviel wir wissen, spielt das Kochsalz in ihrem Stoffwechsel keine andere Rolle als bei der übrigen Pflanzenwelt und dementsprechend können sie auch ohne solches existieren, wenngleich einige, wie oben (S. 143) gesagt, durch NaCl gefördert werden [58]). Was sie vor anderen Pflanzen voraus haben, ist ihre Fähigkeit, Mengen von Chlornatrium ertragen zu können, die den Nichtsalzpflanzen direkt verderblich sind; bestimmte Halophyten vertragen bis 17 Proz. NaCl. Vermöge dieser Resistenz halten sie sich an Orten, an denen die anderen Pflanzen ausgeschlossen sind, während sie auf gewöhnlichem Boden meistens der Konkurrenz der letzteren unterliegen. Die Schädigungen der gewöhnlichen Pflanzen durch den Salzboden werden einesteils durch die osmotische Wirkung der konzentrierten Bodenflüssigkeit, also durch erschwerte Wasseraufnahme bewirkt, andererseits hat aber allem Anschein nach auch das aufgenommene Kochsalz gewisse Nachteile, die noch nicht ganz aufgeklärt sind. In formativer Hinsicht bedingt es sukkulenten Habitus (S. 83) [59]). Interessant ist, daß einzelne unter ihnen einer zu großen Anhäufung von Chlornatrium in den Geweben durch Salzausscheidung aus aktiven Hydathoden vorbeugen, während Filtrationsguttation nicht vorzukommen scheint (S. 107) [60]).

56) Unger 1836 Ueber den Einfluß des Bodens usw. Wien.

57) Vgl. Schucht 1913 Int. Mitt. Bodenkunde **3** 485.

58) Ueber die Notwendigkeit des NaCl für bestimmte Meeresalgen vgl. S. 140. Die Vertreter der Enalidenformation (Seegräser) sind auf ihren NaCl-Bedarf wohl noch nicht untersucht. Bestimmte Bakterien (Bac. halobius), die als Klippfischschädlinge eine Rolle spielen, können nur bei hohem NaCl-Gehalt leben (Klebahn 1919 Mitt. Inst. allg. Bot. Hamburg **4** 11).

59) Unter dem Einfluß von Natriumchlorid und anderen Salzen wird die Schließzellenstärke verzuckert, die Spalten öffnen sich weit und das kann unter Umständen durch starke Steigerung der Transpiration zu Schädigungen führen. Solche Salzwirkung kann durch gleichzeitige Zufuhr anderer Salze, z. B. Calciumsalze, behoben werden, die Pflanzen werden „salzbeständig“. Nun gelang es Iljin zu zeigen, daß verschiedene Pflanzen auf Salzzusatz in verschieden starker Weise durch Spaltenöffnung reagieren, und er nimmt an, daß die, welche nicht sehr empfindlich sind, im Innern der Schließzellen von vornherein genügend Kalksalze führen, um etwa eindringendes NaCl unschädlich zu machen. Es ist nun sehr beachtenswert, daß gerade Halophyten sich durch große Salzbeständigkeit, d. h. hier also Funktionsfähigkeit der Stomata trotz NaCl-Ueberschwemmung auszeichnen, was Iljin auf reichen Gehalt ihrer Schließzellen an Ca-Salzen zurückführt. Die Beobachtung Stahls, daß beim Mais Salzzufuhr die Stomata schließt, müßte noch damit in Einklang gesetzt werden; 1922 Bioch. Zeitschr. **132** 526. S. auch S. 143.

60) Ueber die Frage der Anpassung halophytischer Pflanzen an Gipsböden vgl. Kolkwitz 1917 Ber. Bot. Ges. **35** 518; 1918 **36** 636; 1919 **37** 420; dazu Schulz

Bevor wir nun auf die sich hier anschließende viel umstrittene Frage nach der Kalkfeindlichkeit gewisser Pflanzen eingehen, wollen wir darauf hinweisen, daß die in den obigen Ausführungen schon so häufig gestreifte Azidität verschiedener Böden für die Verteilung der Pflanzen und Pflanzenformationen auf Erden, wie man auf Grund neuerer Forschungen schließen darf, von noch größerer Bedeutung ist, als man früher schon wußte.

Man pflegt, wie oben S. 10 schon erwähnt, die Azidität auszudrücken als p_H, d. h. als negativen Logarithmus der Wasserstoffionenkonzentration in Gramm pro Liter, und bestimmt sie kolorimetrisch oder mit anderen geeigneten Methoden[61]). Zur Orientierung sei vorausgeschickt, daß p_H für reines Wasser = 7 ist, für das schwach alkalische Seewasser etwa = 8; Kalkkarbonat kann im Gleichgewicht mit dem Kohlensäuregehalt der Atmosphäre den p_H des Bodens auf etwa 8,4 bringen, Magnesiumkarbonat auf 10; d. h. Dolomitböden können noch stärker alkalisch sein als Kalkböden. In sehr sauren Böden kann er etwa 3 betragen ($^1/_{100}$ n HCl hat $p_H = 2$).

Es hat sich nun gezeigt, daß das Intervall, innerhalb dessen die meisten Blütenpflanzen gedeihen, etwa von 3—9 läuft. (Pflanzen auf Sodaböden dürften noch auf Böden mit $p_H = 12$ gedeihen. Hierher gehört unter anderem auch die Kamille, vgl. SIGMUND zit. S. 135.) Innerhalb dieses Gesamtintervalls besitzt jede Pflanze ihr eigenes, bald größeres, bald kleineres Intervall, innerhalb dessen in vielen Fällen wieder eine optimale Wasserstoffionenkonzentration ermittelt werden kann.

Es folgt hier eine kleine Zusammenstellung[62]). Beiderseits des Neutralpunktes gedeihen unter anderen:

	Taraxacum officinale	Intervall	6,1—9
	Bellis perennis	„	5,4—8,4
In alkalischen	Böden gedeihen:		
	Sedum acre	„	7—8
	Cochlearia danica	„	7,5—8
	Psamma arenaria	„	ca. 8
	Trifolium pratense[63])	„	7,8—9
	„ repens	„	8—9

1918 l. c. **36** 410. — Hier Angaben über Gipsstetigkeit von Gipsophila fastigiata im Saaleflorenbezirk, sowie über die Beziehung von Silene otites zu malachit- und lasurhaltigen Böden im selben Bezirk. Ueber Serpentin- und Galmeipflanzen vgl. SCHIMPERS Pflanzengeographie. Beachtenswert ist, daß Halophyten an alkalische Reaktion des Bodens ($p_H = 8 - 8{,}8$) angepaßt sind, so Salsola Kali. — Ueber die durch reichlichen $CaCO_3$-Gehalt bedingte Alkaleszenz der kochsalzdurchtränkten Schlickböden des Wattstrandes vgl. SCHUCHT Anm. 57.

61) Vgl. z. B. COMBER 1920 Journ. of agr. sc. 420.

62) Nach ATKINS 1922 Not. bot. school Trin. Coll. **3** 133. Vgl. auch WHERRY 1921 Nature **108** 80, u. 1921 Proc. Acad. nat. sc. Philadelphia **72** 84 (Ericaceae); WALTER 1922 Bot. Gaz. **74** 158; 1920 GILLESPIE Soil sc. **9** 115; VAN ABSTINE 1920 Soil sc. **10** 467. Aus diesen und anderen Arbeiten ist auch ersichtlich, daß es für das Pflanzenwachstum nicht nur auf die H-Ionenkonzentration, sondern ganz wesentlich auch auf den Salzgehalt und die Pufferung (S. 10) der Böden ankommt; von dieser hängt das Ausmaß der Schwankung der H-Ionenkonzentration bei verschiedenen Bedingungen, z. B. bei Regenwetter und Trockenheit ab.

63) Auch für andere Kulturpflanzen, für deren Züchtung die Kenntnis dieser Fragen von größter Bedeutung ist, liegen solche Angaben vor. Vgl. dazu ARRHENIUS 1921 Bodenreaktion und Pflanzenleben. Leipzig. (Einfluß der Reaktion auf den Ertrag verschiedener Kulturpflanzen. — Es zeigt sich eigenartigerweise oft eine 2-gipfelige Ertragskurve.) — KAPPEN; KAPPEN u. LIESEGANG zit. Anm. 49. OLSEN Medd. Carlsb. Lab. **15** 1 (lehrreiche Abbildungen). HOAGLAND 1917 Soil sc. **3** 547 (Weizen).

In sauren Böden wachsen:

Sedum anglicum	Intervall 6,8—5,1
Ulex europaeus	„ 6,8—5,4
Calluna vulgaris	„ 5,8—4,6
Drosera rotundifolia	„ 5,4
Pinus virginiana	„ 7—5,5
„ echinata	„ 7—4
„ rigida	„ 5—4

Auch für niedere Pflanzen kann man die Abhängigkeit des Gedeihens von der Reaktion des Mediums nachweisen und zahlenmäßig fassen. Beachtenswerte Angaben über die Abhängigkeit der Moose von der Reaktion ihrer Standorte verdanken wir KESSLER [64]), auf dessen Arbeit wir gleich noch kurz zurückkommen. — Die Meeresalge Ulva [65]) gedeiht in weitaus stärker alkalischem Wasser als andere Meeresalgen, etwa Ceramium, und auf diese Tatsache ist es wohl zum Teil zurückzuführen, daß erstere auch im verschmutzten Seewasser in Häfen vorkommt, welches von anderen Meeresalgen gemieden wird. Desgleichen ist die Abhängigkeit des Vorkommens von Bodenbakterien, zumal des stickstoffbindenden Azotobacter, von der Reaktion des Bodens eingehend studiert worden, ja das Vorkommen dieses wichtigen Spaltpilzes kann geradezu als Indikator für eine nicht zu starke Azidität des Bodens benutzt werden [66]).

Kalkfeindliche Pflanzen. Welche Ursachen bewirken es nun, daß manche Pflanzen mit Vorliebe auf kalkreichem, andere auf kalkarmem Boden wachsen? [67]). Beide Vorkommnisse stehen nicht in direkten Beziehungen zu den Bedürfnissen, die diese Pflanzen an dem Ca als Nährstoff haben. Denn es ist durchaus nicht wahrscheinlich, daß die gewöhnlichen Sandböden so arm an Ca sind, daß nicht alle Pflanzen die Mengen, die sie davon brauchen, ihnen entnehmen könnten. Andererseits bedürfen offenbar auch die sog. kalkfeindlichen Pflanzen (abgesehen von Sphagnum, vgl. S. 38) das Ca gerade so notwendig wie die kalkliebenden, und sie nehmen auch tatsächlich aus dem Schiefer oder Urgestein, das sie bewohnen, beträchtliche Mengen davon auf. Daß Pinus Pinaster und Sarothamnus scoparius ohne Kalk zugrunde gehen, zeigen Wasserkulturen, die MEVIUS [81]) mit diesen Pflanzen anstellte. Die Lösung der Frage wird nun ganz besonders dadurch erschwert, daß sich ein und dieselbe Art nicht an allen Orten gleich verhält. Nur wenige Pflanzen meiden konstant den Kalkboden, so z. B. gewisse Arten von Sphagnum, die Mehrzahl der Desmidiaceen; von Phanerogamen: Sarothamnus scoparius, Castanea vesca, Pinus Pinaster. Gerade für die letzte Pflanze liegen zahlreiche Untersuchungen vor [68]), die zeigen, wie exklusiv sie in der Wahl des Bodens ist. Denn überall, wo ihr Vorkommen in einem Boden behauptet wird, der mehr als beiläufig 3 Proz. Kalk enthält, hat eine genauere Forschung feststellen können, daß lokale Verhältnisse (Oasen von kalkarmem Gestein) ihre Existenz ermöglichen. Sarothamnus stirbt, wenn der Gehalt des Bodens an $CaCO_3$ 4 Proz. übersteigt (KRAUS), und BÜSGEN fand, daß zumal Jugendstadien gegen $CaCO_3$ sehr empfindlich sind [69]). Von großem Interesse sind auch die

64) 1913 Diss. Straßburg i. E.; vgl. auch SCHÖNAU 1913 Flora N. F. 5 246.
65) ATKINS Anm. 62.
66) CHRISTENSEN 1922 Zeitschr. f. Pflanzenernährung A 1 265. — Ueber die Bedeutung der Bodenreaktion für die Empfänglichkeit für Pflanzenkrankheiten vgl. GILLESPIE 1918 Soil sc. 6 219 (Kartoffelschorf).
67) Vgl. über „Oxalophyten" SALISBURY 1920 Journ. of ecol. 8 202; 1921 9 19.
68) VALLOT 1883 Rech. physico-chimiques sur la terre végétale. Paris. Ueber die Kalkfeindlichkeit der Lupine u. a. PRIANISCHNIKOW 1922 Ber. Bot. Ges. 40 246.
69) 1914 ENGLERS Jahrb. 50 534.

Versuche, die Bonnet[70]) gemacht und Magnin[71]) bestätigt hat; die Kastanie wollte auf Kalk nicht gedeihen, doch gelang es, sie zu üppigem Wachstum zu bringen, nachdem sie auf die kalkliebende Eiche gepfropft worden war[72]). Es muß demnach die Wurzel der Pflanze durch ein Zuviel von Kalk im Boden geschädigt werden, und für die Richtigkeit dieser Annahme würde auch das mehrfach beschriebene Verhalten von Sphagnum sowie der Pflanzen, die in der Natur mit ihm vergesellschaftet zu sein pflegen, z. B. Drosera, sprechen. Nach Begießen mit $CaCO_3$-haltigem Wasser gehen diese Pflanzen rasch zugrunde. Für eine ganze Anzahl von Sphagnumarten ist dann von Paul[73]) nachgewiesen worden, daß sie eine Lösung von 0,03 bis 0,008 Proz. $CaCO_3$ nicht ertragen können, während sie gegen Gips unempfindlich sind. Aehnliche Resultate hatte schon Oehlmann[74]); erhalten; anders lautende Angaben von Weber[75]) sind nicht verständlich. Paul kommt zu dem, später auch von Skene[76]) und von Mevius[77]) bestätigten Ergebnis, daß die alkalische Reaktion es ist, die von Sphagnum nicht ertragen werden kann, und gegen die verschiedene Arten mehr oder minder empfindlich sind; wie $CaCO_3$ wirken auch alkalisch reagierende Alkalisalze. Hiernach schließen sich die Sphagnumarten ganz denjenigen anderen Moosen, z. B. Polytrichum, Dicranella an, die, wie Kessler in umfangreichen Versuchsreihen zeigte, Kalkboden deshalb meiden, weil sie alkalische Reaktion fliehen[64]).

Daß eine sekundäre Wirkung des Kalkes maßgebend ist, läßt sich auch aus den Untersuchungen von Fliche und Grandeau[78]) entnehmen. Diese Forscher analysierten die Asche von Bäumen, die auf Normalboden gewachsen waren, und verglichen sie mit der von anderen Exemplaren, die auf einem kalkreichen Boden eine kümmerliche Existenz geführt hatten; da stellte sich heraus, daß auch auf dem Kieselboden 40—45 Proz. der Asche aus Kalk bestand, daß aber auf dem Kalkboden der Kalkgehalt auf 56—75 Proz. gestiegen war, während gleichzeitig die Aufnahme des Kalis wesentlich beeinträchtigt worden war (von 16 bzw. 22 Proz. auf 4 bzw. 6 Proz.). Und da auch Arnold Engler[79]) fand, daß die „kalkfeindliche" Kastanie auf kalkreichen Sandsteinen und Mergeln gedeihen kann, wenn diese zugleich kalireich

70) Siehe Vallot 1883 (Anm. 68) S. 202.

71) Nach Roux 1900 Traité des rapports des plantes avec le sol. p. 131. Montpellier.

72) Aehnliche solche Versuche zit. bei Winkler 1912 Untersuch. über Pfropfbastarde 1 40. Jena.

73) Paul 1906 Ber. Bot. Ges. **24** 148. Die Hypothese Pauls (1908 Mitt. Kgl. bayrische Moorkulturanstalt), daß Hochmoorsphagnen in ihrem Stoffwechsel freie Säuren bilden, die, wenn durch $CaCO_3$ abgestumpft, immer wieder erneuert werden bis zur Erschöpfung der Pflanze, ist aufzugeben. Die saure Reaktion, welche Sphagnumblätter, nach Schönau auch Polytrichumblätter beim Aufdrücken auf Lackmuspapier zeigen, dürfte sich völlig durch Adsorption von Säuren aus dem Medium, in dem sie leben, erklären.

74) Oehlmann 1898 Veg. Fortpfl. d. Sphagnaceen nebst ihrem Verhalten gegen Kalk. Diss. Freiburg (Schweiz). Braunschweig.

75) Zit. bei Graf zu Solms-Laubach 1905 Die leitenden Gesichtspunkte der Pflanzengeographie. Leipzig.

76) 1915 Ann. of Bot. **29** 65; vgl. auch Watson 1918 l. c. **32** 535.

77) Zit. unter 81. Auch die Giftwirkung von Phosphaten und ihre Entgiftung durch KNO_3 oder $MgSO_4$ konnte Mevius bestätigen.

78) Fliche et Grandeau Annales d. Chim. et d. Physique (4) **2**.

79) Arnold Engler 1901 Ber. Schweiz. Bot. Ges. **11** 23 (Bot. Cbl. **89** 269).

sind, erschien es möglich, daß der kohlensaure Kalk die aufschließende Wirkung der im Boden befindlichen Säure auf die schwer löslichen Gesteine aufhebt, und auf solche Weise Kalimangel auslöst[80]). Aber eingehende Wasserkulturversuche, die Mevius[81]) mit Sarothamnus und Pinus Pinaster anstellte, ergaben keine Anhaltspunkte dafür, daß die Schädigung durch Kalk gleichbedeutend mit Kalimangel ist; letzterer löst ganz andere Krankheitsssymptome aus als Kalküberschuß; vielmehr konnte aus diesen Versuchen wieder geschlossen werden, daß „kalkfeindliche" Pflanzen gegen alkalische Reaktion der Lösung sehr empfindlich sind, — die Seestrandskiefer noch empfindlicher als der Besenginster. Auf Kalkboden tritt auch eine Abnahme des Mg- und Fe-Gehaltes ein. Schimper[82]) sucht deshalb im Eisenmangel die Ursache des schlechten Gedeihens der Kieselpflanzen auf Kalkboden. Für diese Ansicht kann man die Tatsache ins Feld führen, daß die kalkfeindlichen Pflanzen auf Kalkboden chlorotisch werden[83]), und daß man diese Chlorose durch Begießen mit Eisenlösung heilen kann[84]). Daß aber die Schädigung dieser Pflanzen durch die alkalische Reaktion der Bodenlösung nur durch erschwerte Resorbierbarkeit des Eisens bedingt wird, ist nach allem, was wir wissen, nicht anzunehmen. Wir werden uns vorläufig mit der Annahme einer spezifischen Empfindlichkeit gegen OH-Ionen begnügen müssen.

Kalkliebende Pflanzen. Wir wenden uns den kalkliebenden Pflanzen zu. Daß diese etwa der Kieselsäure ausweichen, ist gänzlich ausgeschlossen. Daß sie mehr Kalk ertragen können als die anderen, ergibt der Augenschein, was ihnen aber der viele Kalk nützt, das erscheint zunächst unverständlich. Es ist das Verdienst Thurmanns[85]), auf die physikalischen Verschiedenheiten zwischen Kalk- und Sandböden hingewiesen zu haben, insbesondere die Wasserarmut der ersteren, den Wasserreichtum der letzteren als maßgebend für die Pflanzenverteilung bezeichnet zu haben. Nach Thurmann sind die kalkliebenden Pflanzen Xerophyten, die kalkfeindlichen Hygrophyten, und in der Tat kann man wohl in den verschiedensten Gegenden Beispiele von Pflanzen finden, die gewöhnlich auf Kalk, ausnahmsweise aber auch auf Urgestein vorkommen, wenn dieses sehr trocken ist. So hebt z. B. Thurmann hervor, daß eine ganze Reihe von Kalkpflanzen im Süden Frankreichs auch auf Urgestein vorkommen. Es dürfte das indes nicht nur am Wassergehalt, sondern an den gesamten physikalischen Verhältnissen der Böden liegen, und unter diesen müssen jedenfalls auch die Temperaturverhältnisse besonders berücksichtigt werden[86]). Diese sind in jüngster Zeit von Gr. Kraus[87]) für den fränkischen Wellenkalk studiert worden. Kraus fand die Bodentemperatur unabhängig von der Lufttemperatur und von der einfallenden Strahlung und dem Wassergehalt bedingt. Da aber der Wassergehalt seinerseits von der „Körnigkeit" des Bodens abhängt, ist die Boden-

80) Ehrenberg 1920 Landwirtsch. Jahrb. **54** 1.
81) Mevius 1921 Jahrb. wiss. Bot. **60** 147.
82) Schimper 1898 Pflanzengeographie S. 110. Jena.
83) Roux 1900 zit. in 28.
84) Nach mündlicher Mitteilung von Prof. Stahl; vgl. auch Gile u. Carrero 1920/21 Journ. agr. res. **20** 33.
85) Thurmann 1849 Essai de phytostatique appl. à la chaîne du Jura.
86) Ueber Temperaturverhältnisse in Wüstenböden: Carrero 1915 Am. Journ. Bot. **2** 211.
87) Gr. Kraus 1911 Boden und Klima auf kleinstem Raum. Jena.

wärme eine Funktion der Bodenstruktur. Für die genannte Kalkflora ließ sich dann weiter zeigen, daß während der Tagesstunden in der Vegetationszeit nicht nur der Boden, sondern auch die ihm benachbarten Luftschichten eine Temperatur besitzen, die der Lufttemperatur um ein ganz beträchtliches überlegen ist; dieser Ueberschuß kann schon im April 15° und im September noch 12° betragen! Wenn nun die Kalkpflanzen an solche Temperaturen angepaßt sind, begreift man, daß sie auch auf kalkfreiem Boden gedeihen können, wenn er physikalisch ähnlich gebaut ist wie typischer Kalkboden. Ein Beispiel für ein solches Verhalten hat Gr. Kraus in Pulsatilla gegeben, die auf dem Kalk des Krainberges ebenso gut gedeiht wie auf dem kalkfreien Bundsandstein der Leite. Die physikalische Aehnlichkeit dieser zwei, chemisch so gänzlich verschiedenen Böden ergibt sich aus nachstehender Tabelle. Sie tritt noch schärfer hervor, wenn man den Pulsatillaboden (P) jeweils mit dem Waldboden (W) vergleicht.

	Wellenkalk		Sandstein	
	P	W	P	W
Skelett Proz.	76,4	14,6	74,0	4,4
Wasser Proz.	7,4	17,11	7,15	13,5
Temperatur 15. September 12—1 h				
Luft	21,2		20,0	
Boden	26,0	17,5	26,5	16,0

Daß man aber, unter Berücksichtigung der chemischen und physikalischen Beschaffenheit des Bodens, doch noch nicht imstande ist, die Verbreitung der Pflanzen vollkommen zu erklären, hat Nägeli[88]) ausgeführt, indem er auf zwei neue, bis dahin völlig unbeachtete Gründe für die Verteilung der Pflanzen auf der Erde aufmerksam machte. Er geht aus von der Tatsache, daß eine in bestimmter Gegend bodenstete Pflanze in anderer Gegend bodenvag sein kann[89]), oder daß eine Art sich in einem Gebiet kalkscheu, im anderen kalkliebend zeigt. Berühmt ist Nägelis Beobachtung an Achillea atrata und moschata: Im Heu-Tal fand Nägeli beide Arten streng bodenstet: atrata auf Kalk, moschata auf Schiefer; „wo der Schiefer mit Kalk wechselt, hört auch immer moschata auf und atrata beginnt". An anderen Orten aber, an denen nur die eine Art vorkommt, findet diese sich ganz unabhängig von der Unterlage gleichmäßig auf Schiefer und Kalk. Die beiden Pflanzen sind also, solange sie einzeln auftreten, bodenvag, sowie sie miteinander in Konkurrenz treten, werden sie bodenstet; und zwar in dem Sinne, daß sie sich streng nach der chemischen Beschaffenheit des Bodens richten, von dessen physikalischen Verhältnissen aber ganz unabhängig sind, also gleich gut auf feuchten oder trockenen Stellen, auf Humus, im Sand, an Felsen gedeihen. Nur der Einfluß der Konkurrenz, des Kampfes, den insbesondere nahe verwandte Arten um den Boden führen, kann diese gegenseitige Ausschließung der genannten Achilleaarten verständlich machen. Jede Art bleibt nur auf dem Boden erhalten, auf dem sie bessere Existenzbedingungen findet. Worin aber die Förderung von A. atrata durch Kalk, die von moschata durch Schiefer besteht, das zeigt Nägelis Untersuchung nicht. Es mag darauf hingewiesen sein, daß diese Förderung auch nur eine ganz minimale zu sein braucht, und doch in der Natur sofort über „Sein oder Nichtsein" der Art entscheiden kann. Wir kennen ja Beispiele genug von rasch vordringenden amerikanischen Unkräutern bei uns, von der Vernichtung ursprünglicher Pflanzen, ja ganzer Floren in kurzer Zeit; auch da wissen wir nicht, was den Eindringlingen die gewaltige Ueberlegenheit über die eingesessene Flora gibt. Es genügt ein Hinweis auf unsere Kulturpflanzen oder Ackerunkräuter, um zu zeigen, daß Organismen, wenn sie der Konkurrenz mit anderen entzogen sind, unter Verhältnissen gedeihen können, die ihnen im wilden Zustand ein Gedeihen nicht gestatten. Jedenfalls müssen wir mit der Konkurrenz, als mit einem höchst wichtigen Faktor rechnen, wenn wir die Verteilung der Pflanzen auf der Erde begreifen wollen.

88) Nägeli 1865 Sitzungsber. München (Bot. Mitteilungen 2 1).
89) Dazu auch Schulz 1918 Ber. Bot. Ges. 36 410.

Nägeli hat aber noch auf einen weiteren wichtigen Grund für das ungleiche Vorkommen der Pflanzen hingewiesen: eine Pflanze kann in einem Gebiete, das nach den Bedingungen des Bodens, nach der Pflanzengenossenschaft, die es beherbergt, sowie schließlich nach den allgemeinen klimatischen Verhältnissen für sie wie geschaffen ist, fehlen aus dem Grunde, weil bis jetzt noch keine Samen von ihr an den Ort gelangt sind.

Mit diesen Ausführungen müssen wir uns hier begnügen; weiteres findet man z. B. bei Engler, Schimper und Solms[90]). Eines wenigstens wird aus unseren Erörterungen hervorgehen, daß die aufgeworfenen pflanzengeographischen Fragen höchst komplizierte Probleme bieten, die sich nicht mit einem Schlagwort lösen lassen. In der Tat hat die Manie, hier stets nur nach einer Ursache, anstatt nach den Ursachen zu suchen, nur dazu beigetragen, die Tatbestände zu verdunkeln. Wenn sich in der Zukunft eingehende Untersuchungen an diese Fragen anknüpfen, so werden sie wahrscheinlich noch mehr Ursachen aufdecken, als die oben besprochenen. Einen Erfolg aber werden sie gewiß nur dann haben, wenn sie — wie das Kraus getan hat — mit dem bisherigen summarischen Verfahren brechen und dafür die Verhältnisse im einzelnen viel genauer beachten, sowohl was die Pflanzen als was den Boden angeht; denn zweifellos wird man viel mehr individuelle und spezifische Differenzen vorfinden, als man nach den älteren Arbeiten erwarten sollte.

Neben Salz-, Kalk-, Kieselboden wäre noch der Humusboden im engeren Sinne zu nennen; so nennt man Böden, die mindestens ca. 15 Proz. Humus führen (S. 151). Auf einige Probleme der Nährstoffaufnahme aus Humusboden kommen wir noch zu sprechen (Kap. 18).

Düngung. Ehe wir aber mit der Betrachtung der Aschenbestandteile abschließen, wollen wir noch einen Blick auf die Kulturpflanzen werfen. In der Natur tritt, wie schon angedeutet, durch Besiedelung eines Bodens mit Pflanzen eine Bereicherung desselben an Nährstoffen ein, denn jede Pflanze gibt beim Absterben die Stoffe, die sie der Erde entzogen hat, wieder zurück. Freilich kehrt auch in der Natur nicht jedes Stoffteilchen in dieselbe Scholle zurück, aus der es stammt; der Wind und die Gewässer verschleppen manches Blatt und manchen Zweig, und bei größeren Katastrophen kann auch einmal ein ganzer Baum, ja selbst ein Wald mit seinem Gehalt an Aschensubstanz, etwa durch eine Lawine, weit wegtransportiert werden. Sind solche Dislokationen in der Natur Ausnahme, so sind sie in der Landwirtschaft Regel. Denn die fertige Pflanze wird geerntet, Früchte, Laub, sogar die Stengel werden oft vom Acker weggeführt; die Wurzeln bleiben eventuell an Ort und Stelle. Wenn nun auch die einzelne Pflanze eine geringe Menge von Asche enthält, so summiert sich das für ein ganzes Feld doch sehr bedeutend. Bedenkt man, daß das Jahr für Jahr geschieht, so sieht man leicht ein, daß in kurzer Zeit alle im Boden absorbierten Nährstoffe verschwunden sein müssen und späterhin ein Pflanzenwuchs nur möglich ist, insofern der Boden noch verwitternde Bestandteile enthält. Die Verwitterung aber geht nie so rasch, daß unsere landwirtschaftlichen Kulturpflanzen dabei auf ihren Bedarf an organischen Nährstoffen kommen könnten. Durch fortgesetzte Kultur wird also der Boden „erschöpft". Er ist indes damit nicht ein für allemal für die Landwirtschaft verloren, er kann durch verschiedene, aus der Praxis hervorgegangene und theoretisch leicht verständliche Mittel wieder verbessert werden, oder es kann durch rechtzeitige Anwendung derselben der Erschöpfung[91]) vor-

90) Engler 1879—82 Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. Leipzig. Schimper 1898 Pflanzengeographie auf physiol. Grundlage. Jena. Solms 1905 zit. in 75.

91) Neben der Erschöpfung kann auch Vergiftung des Bodens durch Wurzelsekrete mitsprechen. Ueber diese Erscheinung, auf welche die sog. „Bodenmüdig-

gebeugt werden. Da nicht alle Kulturpflanzen den Boden in gleicher Weise aussaugen, die eine z. B. mehr Kali, die andere mehr Kalk beansprucht, so kann man durch Wechselwirtschaft den Boden konservieren. In der Zeit, in welcher z. B. eine kalkbedürftige Pflanze auf dem Acker wächst, kann sich derselbe wieder an Kali bereichern (durch Verwitterung) und so in den Stand gesetzt werden, das nächste Jahr wieder eine Kalipflanze zu ernähren. Da aber manche Substanzen stets nur in geringen Mengen im Boden vorhanden sind und doch von allen Pflanzen reichlich gebraucht werden, so kommt man mit diesem System allein nicht weit. Eine zweite Methode besteht in der Brachwirtschaft: man bebaut den Acker nicht immer mit Kulturpflanzen, sondern man läßt ihn zwischendurch einmal brach liegen, d. h. man läßt auf ihm die von selbst sich einstellenden Unkräuter aufgehen und pflügt diese unter, man vermehrt also den Humusgehalt des Bodens.

Bei weitem am wichtigsten ist aber die künstliche Zuführung von Nährsalzen, also ein direkter Ersatz des Verlustes. Diese „Düngung“ wurde lange, ehe man ihre eigentliche Bedeutung erkannt hatte, praktisch in der Weise ausgeführt, daß man den Mist der Haustiere nebst den Streuabfällen, sowie städtische Abfallstoffe auf den Acker brachte. In diesen Substanzen findet sich ja natürlich ein Teil der vom Acker weggenommenen Mineralstoffe wieder. Daß die günstige Wirkung solcher Düngstoffe aber zum Teil durch ihren Gehalt an unorganischer[92]) Substanz bedingt wird, ist namentlich von Liebig erkannt worden, und damit war dann auch die Einsicht gewonnen, wie man diesen „natürlichen“ durch „künstlichen“ Dünger ergänzen kann. Die künstlichen Dünger spielen nun in der modernen Landwirtschaft eine ganz fundamentale Rolle. Vor allen Dingen handelt es sich, abgesehen vom Stickstoff, der später zu besprechen ist, um Zubringung von Kalk, Kali und Phosphorsäure. Hierüber nur einige Worte. Kalk kommt in der Natur so reichlich vor, daß man wohl nie Mangel an ihm für die Landwirtschaft zu befürchten hat, gleichwohl muß es, wie wir gehört haben, dauernd eine wichtige Sorge des Landmanns sein, nötigenfalls durch Zufuhr von kohlensaurem Kalk dafür zu sorgen, daß die Azidität des Bodens keinen gefährlichen Grad erreicht[93]). Kali[94]) wird in reichster Menge aus den Kalisalzwerken in Form von Karnallit ($KClMgCl_2 6H_2O$), der auf KCl und K_2SO_4 behufs Gewinnung guter Kalidünger verarbeitet wird, Kainit ($KCl\ MgSO_4\ 3H_2O$), der allerdings neben Kali zu viel Mg (und als Verunreinigung NaCl) enthält, und Sylvin (KCl) zur Verfügung gestellt[95]). Als Phosphorsäurequelle dient Knochenmehl oder Mineralphosphat, zumal als sog. Superphosphat, d. h. mit Schwefelsäure aufgeschlossen, ferner Thomasschlacke, ein Material, das bei der Verhüttung phosphorhaltiger Erze entsteht. Freilich ist da die Phosphorsäure als tertiäres Kalksalz [$Ca_3(PO_4)_2$] vorhanden, und dieses ist in Wasser unlöslich. Da man aber das Düngemittel in äußerst fein zermahlenem Zustande als sog. „Thomasschlackenmehl“ auf den Acker bringt, vermag die Pflanze demselben die nötige Phosphorsäure zu entnehmen, und es bewährt sich am besten auf leichtem Sand- oder Moorboden[96]). Eine Besprechung anderer Düngemittel würde hier zu weit führen. Auch auf Wrangells „Kalkphosphorsäurefaktor“, der ein Maß für die Ausnutzung der

---

keit“ zurückzuführen ist, vgl. z. B. Grafe 1922 Chemie der Pflanzenzelle, Berlin, u. v. d. Wolk zit. Anm. 65 S. 107.

92) Auf eine indirekte Wirkung der organischen Substanz wurde S. 154 hingewiesen. Uebrigens kann auch anorganische Düngung, z. B. mit Kalk, eine indirekte Wirkung auf die Kulturpflanze ausüben, denn durch Kalk werden die Bodenbakterien sehr gefördert. Brown 1912 Cbl. Bakt. II 34.

93) König u. Hasenbäumer Anm. 37. Nolte 1922 Zeitschr. f. Pflanzenernährung 1 232. Kappen u. Liesegang Anm. 49.

94) Nach Blanck sind Glimmer (Biotit) bessere Kaliquellen als Feldspath (f. Hafer). Das K der Plagioklase wird besser ausgenutzt als das der Muskovite. Diese wiederum sind günstiger als Orthoklase (1913 Jahrb. f. Landwirtsch. 6 11).

95) u. a. Tacke 1922 Zeitschr. f. Pflanzenernährung B 1 97.

96) Eine historische Zusammenstellung gibt Nolte 1922 Zeitschr. f. Pflanzenernährung B 1 373. Vgl. auch S. 157 u. 158 Anm. 45.

Phosphorsäure sein soll, und die umfangreiche Polemik über die Frage, wo mit Phosphorsäure gedüngt werden soll, gehen wir nicht ein. So viel steht fest, daß über das Düngerbedürfnis eines Bodens nicht theoretische Erwägungen, sondern nur der Erfolg des kritisch durchgeführten Vegetationsversuches entscheidet[97]).

---

9. Kapitel.

Die Assimilation des Kohlenstoffes bei der autotrophen Pflanze I.

In den Nährlösungen der Wasserkulturen findet ein üppiges Gedeihen der grünen Pflanzen statt, wie ohne weiteres aus der sehr beträchtlichen Zunahme des Trockengewichtes erschlossen werden kann. Wenn wir aber die elementare Zusammensetzung der Trockensubstanz einer solchen in Wasserkultur erwachsenen Pflanze betrachten, so finden wir als den dominierenden Bestandteil nicht die in der Nährlösung gebotenen Salze, sondern den Kohlenstoff; etwa die Hälfte der Trockensubstanz besteht aus ihm; die große Zahl der Pflanzenstoffe beruht in erster Linie auf der Fähigkeit des Kohlenstoffes, sich mit anderen Elementen in unglaublicher Mannigfaltigkeit zu verbinden. — Unter diesen Umständen ist es auffallend, daß die Nährlösung gerade den Kohlenstoff nicht enthält, oder daß wir ihn wenigstens nicht absichtlich zugesetzt haben.

Auto- und Heterotrophie. Fragen wir, woher die Pflanzen den Kohlenstoff beziehen, so ist hervorzuheben, daß hier nicht die Gleichförmigkeit besteht, die bezüglich der Aschenbestandteile im großen und ganzen festgestellt werden kann; vielmehr zeigt sich eine weitgehende Differenz zwischen verschiedenen Pflanzentypen, von denen die einen imstande sind, Kohlenstoff in unorganischer Bindung (Kohlensäure) als Nährstoff zu benutzen, während die anderen auf organische Substanz angewiesen sind. Die ersteren nehmen überhaupt ihren gesamten Nährstoffbedarf direkt aus der anorganischen Natur — wir nennen sie autotroph. Die anderen bezeichnen wir als heterotrophe Organismen[1]). Wir behandeln nun zunächst die Aufnahme des Kohlenstoffes durch die Autotrophen und stellen fest, in welcher Form und durch welche Organe er von außen aufgenommen und in welche Verbindung er in der Pflanze übergeführt wird. Den Prozeß der Ueberführung eines Nährstoffes in Pflanzensubstanz nennt man „Assimilation“ dieses Nährstoffes, die zunächst entstehenden Produkte „Assimilate“. Wenn wir bei den Aschensubstanzen nicht zugleich deren Assimilation besprochen haben, so geschah das, weil das wenige darüber Bekannte besser an anderer Stelle mitgeteilt werden kann (Kap. 11).

Wenn viele grüne Pflanzen in Wasserkultur ebenso gut gedeihen wie im Erdboden, so ist damit schon gesagt, daß die im natürlichen Boden enthaltenen organischen Stoffe entbehrlich sind. So gelangen

97) Mitscherlich 1922 Zeitschr. f. Pflanzenernährung B 1 282.

1) Mixotroph nennt man Pflanzen, die anorganische und organische C-Verbindungen gleichzeitig aufnehmen.

wir durch Ausschluß der übrigen Möglichkeiten zu dem Resultat, daß die C-Quelle der grünen Pflanzen das Kohlendioxyd sein muß. Es findet sich stets, wenn auch nur in kleinen Mengen, in unserer Atmosphäre, und fehlt auch den natürlichen Gewässern nicht. Auch in dem Wasser einer „Nährlösung" wird stets Kohlensäure enthalten sein, und im Boden ist sie sogar gewöhnlich sehr reichlich vorhanden. Es kann also zunächst nicht gesagt werden, ob eine Landpflanze das Kohlendioxyd aus der Luft durch die Blätter oder aus dem Boden durch die Wurzel aufnimmt. Hier kann nur ein Versuch entscheiden; er zeigt auf das deutlichste, daß die Landpflanzen, wenn ihnen das Kohlendioxyd der Atmosphäre vorenthalten wird, nicht gedeihen; das eventuell durch die Wurzel aufgenommene Kohlendioxyd reicht also jedenfalls nicht aus. Andererseits läßt sich ebenfalls leicht feststellen, daß die submersen Wasserpflanzen ihren ganzen C-Bedarf aus der im Wasser vorhandenen CO_2, die sie mit ihrer Oberfläche aufnehmen, decken können.

Die fundamentalste Tatsache bei der Assimilation des Kohlenstoffes durch die Autotrophen ist nun diese: die Kohlensäure wird durch die Chlorophyllkörner der lebenden Zelle unter Einwirkung des Sonnenlichtes zerlegt: der Kohlenstoff wird unter Wasseraufnahme zur Bildung von Kohlehydraten verwendet, der Sauerstoff wird frei und tritt aus der Pflanze aus.

Um dieses wichtige Resultat verständlich zu machen, werden wir nun der Reihe nach 1. die Zerlegung der Kohlensäure, 2. die Bedeutung des Chlorophylls, 3. die Notwendigkeit des Lichtes bei diesem Prozeß und 4. die entstehenden Produkte betrachten.

Blasenzählmethode. Die Zerlegung der Kohlensäure läßt sich am einfachsten durch das Auftreten des Sauerstoffes nachweisen. Eine Methode, die sich sowohl zur Demonstration in der Vorlesung wie auch zum Gebrauch im Laboratorium eignet, gründet sich auf gewisse Eigentümlichkeiten der submersen Wasserpflanzen. Befestigt man einen abgeschnittenen Zweig von Helodea canadensis oder ein submerses Blatt eines Potamogeton an einem Glasstab und setzt diese Objekte in Kohlensäure- oder Bikarbonat-haltigem (z. B. $^1/_2$—1-proz. $KHCO_3$ oder $NaHCO_3$)[2] Wasser der Beleuchtung durch die Sonne oder künstliches Licht aus, so sieht man bald aus der Schnittfläche kleine Gasbläschen austreten, die in regelmäßiger Aufeinanderfolge in die Höhe steigen. Das Zustandekommen dieses Blasenstromes erklärt sich so: Hat unsere Pflanze längere Zeit im Dunkeln verweilt, so enthält sie in den reichlich ausgebildeten Interzellularen neben Sauerstoff und Stickstoff auch eine gewisse Menge von Kohlensäure. Wird diese zerlegt, so muß der auftretende Sauerstoff denselben Raum einnehmen wie zuvor die Kohlensäure; somit liegt zunächst kein Grund vor, weshalb Luft aus der Schnittfläche der Pflanze austreten sollte. Dies tritt erst ein, wenn die verschwundene Kohlensäure durch Diffusion von außen her ersetzt ist und damit ein Ueberdruck in den Interzellularen der Pflanze erzeugt wird.

Die Diffusion des Sauerstoffes ins Wasser wird dadurch gehemmt, daß sich an der Oberfläche der Pflanze bald eine mit Sauerstoff gesättigte Wasserschicht

2) Nach Angelstein 1910 Beitr. zur Biol. d. Pflanzen **10** 87. Angeblich wirkt $KHCO_3$ günstiger als $NaHCO_3$. Vgl. auch Harder 1921 Jahrb. wiss. Bot. **40** 531.

bildet. So ist es auch verständlich, daß Bewegung des Wassers den Blasenstrom zum Stillstand bringt (es sei denn, daß übersättigtes Wasser vorliegt). — Notwendig ist es, bei Blasenzählversuchen nach einer Aenderung der Beleuchtung immer eine Zeitlang zu warten, bis der Strom konstante Geschwindigkeit erlangt hat. Nach Steigerung der Belichtung wird der Strom zunächst stärker beschleunigt, bei Verminderung der Lichtzufuhr zunächst stärker verlangsamt, als der Assimilation unter den veränderten Beleuchtungsbedingungen entspricht[3]).

Bringt man über den Pflanzen ein wassergefülltes Reagenzglas (*R* Fig. 26) an, so kann man das aufgesammelte Gas leicht näher untersuchen. Daß das Gas sauerstoffreich ist, zeigt das Aufflammen eines eingeführten glimmenden Holzspanes; eine Gasanalyse konstatiert denn auch wirklich einen hohen Prozentsatz an Sauerstoff, aber niemals findet man reinen Sauerstoff, stets ist Stickstoff in beträchtlicher Menge beigemischt. Denn wenn bei fortdauerndem Blasenaustritt die Interzellularräume der Pflanze sauerstoffreicher geworden sind als das umgebende Wasser, so muß aus diesem Stickstoff hineindiosmieren; außerdem wird jede einzelne Gasblase, während sie durch das Wasser eilt, und schließlich die ganze aufgefangene Gasmenge, solange der Versuch dauert, durch Diffusion eine Bereicherung an Stickstoff erfahren. Den Nachweis, daß der Blasenstrom durchaus abhängig ist von dem Vorhandensein von Kohlensäure im Wasser, kann man durch einen kleinen Zusatz von $Ca(OH)_2$ zum Wasser, also Bindung der Kohlensäure[4]), oder die Verwendung frisch ausgekochten Wassers führen: Der Strom kommt sofort zum Stillstand, ohne daß die Pflanze dadurch geschädigt würde. Bei Blasenzählversuchen ist die Verwendung von übersättigtem Wasser — etwa frischem Leitungswasser — durchaus zu vermeiden, weil sonst sog. physikalische Ströme entstehen, die mit dem physiologischen Assimilationsstrom nichts zu tun haben, sich aber über ihn lagern können, und auch im Dunkeln weiter laufen[3]).

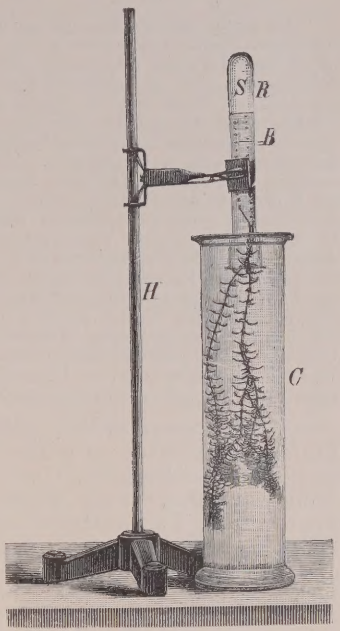


Fig. 26. Gasblasenausscheidung aus beleuchteten Wasserpflanzen nach Noll. *C* wassererfüllter Glaszylinder mit Helodea. *B* Gasblasen. *R* Reagenzglas. *S* aufgesammeltes Gas.

Will man die Assimilation verschiedener Objekte miteinander vergleichen, so ist natürlich zu bedenken, daß ein stark tätiger Zweig wenige große, ein schwach assimilierender viele kleine Blasen liefern kann. Die Größe der Blasen aber hängt hauptsächlich von der Schnittfläche an der Basis der Versuchspflanze ab, ist also nicht einmal für das einzelne Individuum eine konstante.

3) Kniep 1915 Jahrb. wiss. Bot. 56 460.
4) Schwarz 1881 Unters. Tübingen 1 97.

Bei Untersuchung desselben Objektes unter verschiedenen Bedingungen bringt es das oben erwähnte langsame Hinwegdiffundieren des Sauerstoffes von der Oberfläche der Pflanze mit sich, daß bei lebhafter Assimilation, d. h. schnellem Blasenstrom, die Blasen reicher an Sauerstoff sind als bei langsamer. KNIEP[3]), der diese Fragen in tiefdringenden Untersuchungen behandelt, gibt z. B. folgende Zahlen:

Stiegen in 17 Sekunden 20 Blasen auf, so enthielten sie:		Stiegen aber in 6 Sekunden 20 Blasen auf, so enthielten sie:	
CO_2	1.1 Proz.	CO_2	1.6 Proz.
O_2	30,14 „	O_2	40,7 „
N_2	69,86 „	N_2	59,7 „

Es ergibt sich hieraus, daß man die Assimilation desselben Objektes unter verschiedenen Bedingungen nicht streng proportional der Blasenzahl setzen darf, selbst wenn diese durchaus gleich groß sind. Man würde sonst bei guten Assimilationsbedingungen eine zu schwache Assimilation annehmen. Vielmehr muß man bei quantitativen Versuchen die Blasen auffangen und analysieren. Wie wiederum[5]) KNIEP gezeigt hat, ist dafür der zur Analyse geringer Blutgasmengen ursprünglich bestimmte KROGHsche Apparat besonders geeignet, der erlaubt, schon 2 cbmm Gas aufzufangen und zu analysieren. Gleichzeitig muß außerdem das Wasser analysiert werden, um den durch Diffusion ausgetretenen Sauerstoff zu fassen, was z. B. nach der WINKLERschen Methode erfolgen kann. Diese hat übrigens in vielen Arbeiten gute Dienste geleistet, in denen man die Assimilation submerser Pflanzen ohne Interzellularen (Algen, Wassermoose usw.) untersuchte, die sämtlichen bei der Assimilation gebildeten Sauerstoff ins Wasser diffundieren lassen. Bei Meeresalgen ist wegen des Bikarbonatgehaltes des Seewassers WINKLERs Methode nicht verwendbar. In diesem Fall kann man z. B. einen Indikator, Phenolphtalein, zu dem bikarbonathaltigen Wasser zusetzen und an der mit dem Kohlensäureverbrauch und der damit parallel gehenden Alkaleszenzsteigerung auftretenden und zunehmenden Rötung des Mediums den Gang der Assimilation ermitteln. Durch kolorimetrischen Vergleich mit Lösungen von bekanntem Gehalt an Karbonaten und Bikarbonaten kann diese Methode ebenfalls quantitativ gestaltet werden[6]).

Wenn nun auch die „Blasenzählmethode" wegen ihrer großen Einfachheit vielfach zu quantitativen Versuchen gedient hat, so sind doch die grundlegenden Daten quantitativer Art nicht mit ihr gewonnen worden. Dazu waren eudiometrische Versuche nötig: Pflanzenteile, Laubblätter wurden in einem abgeschlossenen Raum in kohlensäurereicher Luft, d. h. nicht unter natürlichen Bedingungen, dem Licht exponiert, und untersucht, wie die Zusammensetzung dieser Luft sich ändert.

Assimilationsquotient. Die Ergebnisse solcher Versuche lassen sich dahin zusammenfassen, daß das Volumen des Gases während der Assimilation unverändert bleibt, weil für jedes verschwindende Volumen Kohlendioxyd ein gleich großes Volumen Sauerstoff auftritt[7]).

Solche Versuche stammen auch von BONNIER und MANGIN[8]). Aus den Zahlen, welche diese Forscher anführen, rechnen WILLSTÄTTER und STOLL[9]) einen Assimilationsquotienten von 1,1 bis 0,77 heraus.

Weiter als die eudiometrische Methode, bei der also die Aenderung der Zusammensetzung des Gases infolge der Assimilation der Pflanzen in einem geschlossenen Raum ermittelt wurde, führt die im Prinzip von KREUSLER[10]) zu-

5) KNIEP Hdwb. d. Naturwissensch. **7** 784.

6) Z. B. HAAS u. OSTERHOUT 1918 Journ. gen. phys. **1** 1. WURMSER zit. Kap. 10 S. 221. Vgl. auch BLACKMAN 1911 Proc. Roy. Soc. B **83** 374.

7) Das Verhältnis $\frac{O_2}{CO_2}$ wird als Assimilationsquotient bezeichnet. Andere Autoren nennen so den umgekehrten Wert: $\frac{CO_2}{O_2}$; wo die Angaben solcher Forscher zitiert werden, ist immer der reziproke Wert der von diesen gegebenen Zahlen angeführt. Vgl. dazu SCHROEDER 1918 Ber. Bot. Ges. **36** (9).

8) 1886 Annal. sc. nat. Bot. (7) **3** 1.

9) 1918 Unters. über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin.

10) 1885 Landwirtsch. Jahrb. **14** 913; 1887 **16** 711; 1888 **17** 161; 1890 **19** 649.

erst verwendete, dann von BROWN und ESCOMBE[11]), F. F. BLACKMAN[12]), WILLSTÄTTER und STOLL[9]) mehr und mehr verfeinerte „Kohlensäuredifferenzmethode im Gasstrom". Man mißt den Kohlensäuregehalt eines Luftstromes, der eine mit einer verdunkelten Pflanze beschickte Glaskammer passiert hat und stellt die Aenderung des Kohlensäuregehaltes fest, die durch Belichtung der Pflanze bewirkt wird. Die Ditferenz ist dann ein Maß für die Assimilation.

WILLSTÄTTER und STOLL ließen Luft von bekanntem Kohlendioxydgehalt (5 Vol.-Proz.) aus einer Druckflasche austreten; sie durchströmte eine Kammer mit dem als Versuchsobjekt dienendem Blatt, nachdem sie sich vorher mit Wasserdampf beladen hatte, und trat dann durch die Kohlensäureabsorptionsapparate aus in eine Gasuhr, die die Gleichmäßigkeit des Stromes zu kontrollieren erlaubte. Es wurde künstliches Licht einer Metallfadenlampe verwendet, deren Strahlen, bevor sie auf das Blatt fielen, von der Hauptmasse der infraroten Strahlung befreit, gegebenenfalls auch durch andere Lichtfilter geschickt werden konnten. Die Beleuchtung betrug in den Versuchen der beiden genannten Forscher z. B. 50 000 bis 130 000 Lux (Lux ist die unter rechtem Winkel erfolgende Beleuchtung einer Fläche mit einer Hefnerkerze aus 1 m Entfernung). Soll nun nicht nur die Assimilationsintensität, sondern auch der Assimilationsquotient mittels dieser Apparatur bestimmt werden, so wird in geeigneter Weise dem Gasstrom hinter der Assimilationskammer eine Probe entnommen und in dieser — diesmal volumetrisch mittels eines geeigneten Apparates — nicht nur die Differenz im Kohlensäure-, sondern auch im Sauerstoffgehalt des im Dunkeln und bei Belichtung über die Blätter geleiteten Gasstromes ermittelt[13]).

Die Versuche unserer Autoren mit dieser einwandfreien Methodik[14]) ergaben nun, daß bei verschiedenen Pflanzen (Hollunder, Moosen usw.) auch bei lange andauernder und intensiver Assimilation, sowohl bei 25° als auch bei 10°, der Quotient fast ganz genau gleich 1 ist und bleibt. Dies gilt für krautige, lederige und auch für sukkulente Blätter. (Ueber die letztgenannten s. auch Kap. 15.)

Auf die wichtigen Folgerungen aus diesem Befund gehen wir später ein und erwähnen noch, daß auch KOSTYTSCHEW[15]) den Assi-

---

11) 1905 Proc. Roy. Soc. B **29** 49.

12) 1895 Phil. Trans. Roy. Soc. B **186** 485, 503. MATTHAEI 1904 l. c. **197** 47. BLACKMAN u. MATTHAEI 1901 Proc. Roy. Soc. B **76** 402.

13) Die Bedeutung dieser Differenzmethode für die Ermittelung des Assimilationsquotienten leuchtet erst dann ein, wenn man bedenkt, daß der Gasaustausch nicht nur Folge der Assimilation, sondern auch der Atmung ist, bei der Sauerstoff aufgenommen, Kohlensäure ausgeschieden wird. Da man nun bei den Differenzmethoden diesen Atmungsgasaustausch der im Licht wie in Dunkelheit als gleich vorausgesetzt wird, sowohl während der Licht- wie der Dunkelperioden mitberücksichtigt, findet man den Assimilationsquotienten rein. Wollte man bei Bestimmung des Assimilationsquotienten die Atmung vernachlässigen, so würde man ihn nur dann gleich 1 finden, wenn auch der Atmungsquotient ($CO_2 : O_2$) gleich 1 ist. Wir werden hören, daß das nicht immer zutrifft. — Den im Licht ohne Berücksichtigung des gleichzeitigen Atmungswechsels bestimmten Assimilationsquotienten nennt man auch den „unkorrigierten". Natürlich ist der Einfluß der Atmung auf den Assimilationsquotienten um so größer, je lebhafter die Atmung oder je geringer die Assimilation ist. Bei lebhafter Assimilation wird der eventuelle Fehler den die Atmung ausüben kann, klein sein. (Näheres noch im 15. Kap.) — Zu erwähnen ist noch, daß man mit OSTERHOUT den Gehalt eines abgeschlossenen Luftvolumens an CO_2 bzw. dessen Veränderungen durch den Gasaustausch der Pflanzen messen kann, indem man mittels eines Gebläses die Luft durch ein bestimmtes Quantum einer geeigneten Indikatorenlösung hindurchleitet und deren Verfärbung beobachtet. Näheres: 1919 Bot. Gaz. **68** 60. Vgl. ferner: OSTERHOUT 1919 Am. Journ. Bot. **5** 105. WRIGHT 1920 l. c. **7** 368. — Ueber die von WARBURG verwendeten Meßmethoden s. weiter unten (S. 192 Anm. 95).

14) Auch die feine Apparatur WILLSTÄTTERS und STOLLS erlaubt nicht, die Pflanzen unter ganz naturgemäßen Bedingungen assimilieren zu lassen; der Kohlendioxydgehalt ist zu hoch und diese Tatsache, sowie das Abschneiden der für die Versuche dienenden Blätter läßt unerwünschte Beeinflussung des stomatären Apparates möglich erscheinen.

15) 1921 Ber. Bot. Ges. **39** 319.

milationsquotienten genau gleich 1 fand. War er zu Beginn der Versuche kleiner, so hing das damit zusammen, daß die grünen Teile zunächst Kohlendioxyd ohne entsprechende Sauerstoffausscheidung speicherten; auch hierauf wird noch zurückzukommen sein.

Außer den angeführten gibt es noch andere Methoden des Assimilationsnachweises. Hat doch Sauerstoff sowohl rein chemisch wie auch physiologisch mancherlei Wirkungen, die als Indikator für sein Auftreten benutzt werden können. So zeigte BEIJERINCK [16]), daß reduzierter Indigkarmin durch assimilierende Pflanzen wieder blau wird; HOPPE-SEYLER [17]) brachte eine Helodeapflanze in einem zugeschmolzenen Glasrohr in eine verdünnte Lösung faulenden Blutes; diese zeigt, da durch den Fäulnisprozeß aller Sauerstoff aufgebraucht wird, die charakteristische optische Reaktion des Hämoglobins; bringt man aber die Röhre ans Sonnenlicht, so verwandelt sich das Hämoglobin in Oxyhämoglobin, das ebenfalls leicht an seinem Spektrum kenntlich ist.

Auf eine „physiologische" Reaktion hat BEIJERINCK [18]) aufmerksam gemacht: er brachte Leuchtbakterien mit grünen Algen zusammen, und fand sie nur dann leuchtend, wenn die Algen assimilierten, da bei Sauerstoffmangel das Leuchten aufhört. Sehr häufig ist auch eine andere physiologische Methode verwendet worden, nämlich die von W. ENGELMANN [19]) begründete Bakterienmethode. Sie beruht auf der Eigenschaft mancher Bakterien, z. B. Bacterium vulgare, durch kleine Spuren von Sauerstoff zu lebhaften Bewegungen veranlaßt zu werden. Bringt man von einer Reinkultur solcher Bakterien eine Spur auf dem Objektträger in Wasser und umgibt das Deckglas zur Abhaltung des Sauerstoffes mit einem Vaselinering, so bewegen sich die Bakterien in der Flüssigkeit noch lebhaft. Allmählich läßt ihre Beweglichkeit nach, und wenn aller im Wasser gelöste Sauerstoff verbraucht ist, kommen sie zur Ruhe. Sind aber einige Luftblasen mit unter dem Deckglas eingeschlossen worden, so bilden diese vermöge ihres Sauerstoffgehaltes Anziehungspunkte; die Bakterien bewegen sich auf sie zu, sammeln sich in ihrer Nähe und fahren daselbst noch lange Zeit mit ihren Bewegungen fort, wenn sie an anderen Stellen schon bewegungslos sind. Diese Erscheinungen sind vom Licht unabhängig. Bringt man nun in ein solches Präparat an Stelle von Luftblasen einige Exemplare von einzelligen Algen, so kommen im Dunkeln alle Bakterien bald zur Ruhe; sowie man aber das Präparat beleuchtet, scheiden die Algenzellen Sauerstoff aus, und dieser beeinflußt alle Bakterien, die in einem gewissen Umkreise der Zelle lagern, so, daß sie auf die Zellen zueilen und sich in ihrer nächsten Umgebung lebhaft umhertummeln (Fig. 27 *I, II*). Mit dem Aufhören der Beleuchtung zerstreuen sich die Bakterien wieder im Gesichtsfeld und kommen zur Ruhe, während jede erneute Lichtzufuhr abermals die Bewegung und Ansammlung an der Zelle herbeiführt. — Die Methode verdankt die vielfache Benutzung, die sie gefunden hat, vor allem ihrer außerordentlich großen Empfindlichkeit; sie zeigt minimale Spuren von Sauerstoff, angeblich ein hundertbillionstel Milligramm, an. Durch Verwendung von anderen Bakterien, z. B. Spirillen, sowie auch von Organismen aus anderen Klassen: Infusorien, Flagellaten,

16) BEIJERINCK 1890 Bot. Ztg. **48** 741.
17) HOPPE-SEYLER 1879 Zeitschr. f. physiol. Chemie **2** 425. SCHRÖDER 1922 Ber. Bot. Ges. **39** (6).
18) BEIJERINCK 1901 Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam. Proceedings 1901, 45; vgl. auch MOLISCH 1904 Bot. Ztg. **62** 1.
19) 1894 PFLÜGERS Archiv **57** 375.

ja sogar Spermatozoen von Seeigeln, kann man die Empfindlichkeit variieren, da manche von ihnen nur auf größere, andere aber auch auf noch kleinere Sauerstoffmengen reagieren als Bacterium vulgare.

Mit Hilfe der angeführten Methoden ist der Nachweis geliefert, daß grüne Pflanzenteile am Licht Kohlensäure assimilieren. Daß es wirklich nur die grünen Organe sind, denen diese Fähigkeit zukommt, ist nicht schwer zu beweisen. Jeder Versuch mit einem Pilz oder mit einer Wurzel zeigt das Ausbleiben der Kohlensäurezersetzung; andererseits sind die am tiefsten grün gefärbten Glieder der Pflanze, die Laubblätter, auch seit langer Zeit als die tätigsten Organe der CO_2-Assimilation erkannt. Vielfach freilich hat man CO_2-Assimilation auch an anders gefärbten Pflanzenteilen beobachtet; genauere Studien zeigten dann aber stets, daß diese Teile einen grünen Farbstoff enthalten, der nur durch andere Farbstoffe verdeckt ist. Träger der grünen Farbe aber sind die Chloroplasten (Plastiden), die nur unter

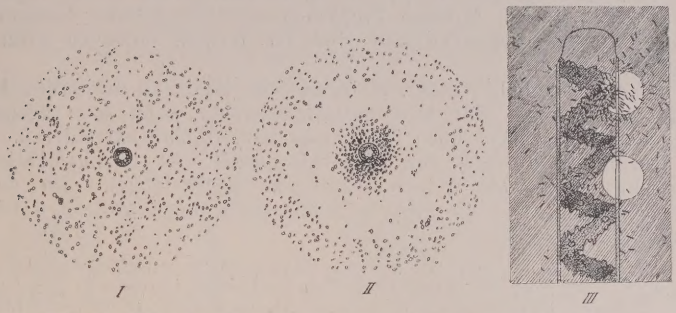


Fig. 27. *I* In der Mitte kugelige grüne Alge, gleichmäßig von Bakterien umgeben (im Dunkeln). Vergr. 150. — *II* Dasselbe Präparat nach kurzer Beleuchtung. — *III* Spirogyrazelle, an zwei kreisförmigen Stellen beleuchtet; Bakterienansammlung nur am Chlorophyll. Vergr. 250. — Nach Engelmann 1894.

gewissen Bedingungen den grünen Farbstoff entwickeln. So kann man seine Bildung durch Eisenmangel (S. 141), aber auch — bei vielen höheren Pflanzen wenigstens — durch Dunkelheit verhindern; in beiden Fällen wird zwar die plasmatische Grundsubstanz des Farbstoffträgers gebildet, aber der grüne Farbstoff kommt nicht zur Entwicklung, die Plastiden sind also farblos oder gelb. Nun hat schon Pfeffer[20]) gezeigt und Zimmermann[21]) hat es mit der Bakterienmethode bestätigt, daß infolge von Eisenmangel „chlorotisch" gewordene Pflanzenteile die Kohlensäure nicht zerlegen können, und deshalb betrachtet man den grünen Farbstoff als einen wesentlichen Faktor bei der Assimilation, dies um so mehr, als man auch an im Dunkeln erwachsenen, etiolierten Pflanzenteilen keine Kohlensäurezerlegung am Licht wahrnimmt. Eine solche muß natürlich nach einiger Zeit zur Beobachtung gelangen, da die grüne Farbe am Licht bald gebildet wird[22]).

20) Pfeffer 1881 Pflanzenphysiologie 1. Aufl. **1** 185.
21) Zimmermann 1893 Beitr. zur Morphologie u. Physiologie **1** 29.
22) Es war behauptet worden, daß etiolierte Chloroplasten CO_2 assimilieren können. Daß das nicht zutrifft, hat Molisch (1906 Congrès internat. Wien 1905. Ergebnisse S. 172) und Irving 1910 (Annals of Bot. **24** 805) gezeigt.

Daß aber nicht die chlorophyllhaltige Zelle im ganzen, sondern speziell der Chloroplast das Organ der CO_2-Zerlegung ist, ergibt sich aus folgenden Beobachtungen: Läßt man auf eine von Bakterien umgebene Spirogyrazelle zwei kleine Lichtkreise so fallen, daß der eine auf den Chloroplasten, der andere auf das farblose Zellplasma trifft, so sieht man nur im ersteren Lichtfeld eine Bakterienansammlung (Fig. 27 *III*).

Nachdem nun gezeigt ist, daß in der Zelle nur die grünen Plastiden assimilieren, liegt die Frage nahe, ob etwa der grüne Farbstoff selbst, das Chlorophyll, der Träger der CO_2-Zersetzung sei und sie vielleicht auch ohne die plasmatische Grundlage der Chloroplasten durchzuführen vermöge.

Physik und Chemie des Chlorophylls. Diese Frage veranlaßt uns, den physikalischen und chemischen Eigenschaften des Chlorophyllfarbstoffes näherzutreten.

Die Chloroplasten lassen in ihrem Innern bei mikroskopischer Betrachtung kleine farblose Tröpfchen von unbekannter Zusammensetzung (Grana) erkennen und sind im übrigen homogen grün gefärbt [23]).

Durch Alkohol, Aether, Holzgeist etc. läßt sich der grüne Farbstoff extrahieren. Für Demonstrationszwecke kann man geeignete Laubblätter nach Abbrühen in Wasser mit Alkohol extrahieren. Die so gewonnene Lösung von „Rohchlorophyll" ist in physikalischer Hinsicht durch ihre Fluoreszenz ausgezeichnet. Im durchfallenden Lichte ist die Lösung schön grün, im auffallenden Lichte blutrot.

Untersucht man nun des weiteren Chlorophyll in verschiedenen Lösungsmitteln, so zeigt sich, daß es nur in solchen fluoresziert, in denen es „echt" gelöst und unter dem Ultramikroskop optisch leer ist, nicht aber in kolloidaler Lösung, in der das Ultramikroskop Mikronen zeigt.

Diese Fluoreszenz tritt nun auch im Chloroplasten der lebenden Zellen zutage, denn unter dem Fluoreszenzmikroskop erscheint jeder Chloroplast wie ein „Blutstropfen" auf dunklem Grunde [24]). Daß auch lebende Blätter, wenngleich schwach, fluoreszieren können, wußte schon Stokes (1852); Stern [25]) filtrierte weißes Licht durch ein Blaufilter, ließ es auf lebende chlorophyllhaltige Objekte fallen und untersuchte diese spektroskopisch. Im Spektroskop trat rotes Fluoreszenzlicht auf. Bei Betrachtung lebender Blätter mit bloßem Auge wird, auch wenn sie blau bestrahlt werden, das Fluoreszenzlicht durch kleine Teilchen in der Zelle, die wie „trübe Medien" wirken, unsichtbar [26]), da an diesen viel Licht zerstreut und reflektiert wird und das blaue und grüne dispergierte Licht vom roten Fluoreszenzlicht nicht genügend getrennt wird, außerdem Schwächung des Fluoreszenzlichtes durch Absorption und Reflexion erfolgt. Was die Lage des Fluoreszenzbandes angeht, so liegt es im Spektrum bei $\lambda = 681\ \mu\mu$, und zwar bei Betrachtung von Chlorophyllösungen in Lecithin genau an derselben Stelle, wie bei Betrachtung lebender Blätter. Aus allen diesen Tatsachen folgert Stern, daß das Chlorophyll in den Chloroplasten „echt" gelöst ist, und zwar in einem lipoiden, lecithinähnlichen Lösungsmittel, und hält es des weiteren für möglich, daß diese chlorophyllhaltigen Lipoidtröpfchen in den Chloroplasten in einer hydroiden eiweißreichen Phase äußerst fein dispergiert liegen. Dann stünden für den Assimilationstheoretiker in den Chloroplasten Grenzflächen zwischen hydroider und lipoider Phase zur Verfügung. Tatsächlich zeigt auch die mikroskopische Beobachtung, daß beim Zugeben oberflächenaktiver Stoffe die lipoiden Tröpfchen zu größeren zusammen-

23) Liebaldt 1913 Zeitschr. f. Bot. **5** 71. Meyer 1917 Ber. Bot. Ges. **35** 586.
24) Gicklhorn 1914 Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. **123** I 1221. Wilschke 1914 Zeitschr. f. wiss. Mikr. **31** 338.
25) Stern 1921 Zeitschr. f. Bot. **13** 193.
26) Molisch zit. in Anm. 22.

fließen und damit die Struktur der Chloroplasten zerstört wird[27]) (tropfige Entmischung[28]).

Das Spektrum des Rohchlorophylls ist in Fig. 28 dargestellt; es ist durch eine Anzahl Absorptionsbänder ausgezeichnet, von denen sich drei im stärker brechbaren Teil (jenseits *F*), die vier anderen im schwächer brechbaren Teil herausheben. Auch ein einzelnes Chlorophyllkorn oder ein Blatt gibt ein ganz ähnliches Absorptionsspektrum wie die Lösung, nur sind sämtliche Bänder etwas nach Rot zu verschoben, was auf Uebereinanderlagerung von Absorptions- und Reflexionsspektrum beruhen soll (STERN).

URSPRUNG[30]), welcher das Absorptionsvermögen grüner und farbloser Stellen eines und desselben Blattes mittels des Spektrometers untersuchte, fand, daß absorbiert wird im gesamten Bereich der sichtbaren Strahlung, aber, wenngleich schwach, auch im Infrarot; im Ultraviolett ist ebenfalls Absorption zu beobachten. Das Minimum der Absorption im sichtbaren Spektrum liegt im Grün bei $\lambda = 540\ \mu\mu$; das Maximum im Rot liegt zwischen *B* und *C* und wandert bei breitem Spalt des Apparates in der Richtung nach *D*. Im blauvioletten Ende findet stete Zunahme der Absorption nach Violett hin statt, und sie erreicht hier höhere Werte als im Rot. — Ist J die Intensität der einfallenden (d. h. der auffallenden ohne den Reflexionsverlust), J_1 die der durchfallenden Strahlung, so ist $\frac{J-J_1}{J}$ das „Absorptionsvermögen".

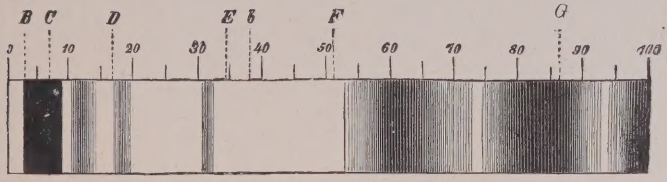


Fig. 28. Alkoholischer Extrakt grüner Blätter (Rohchlorophyll). Absorptionsspektrum nach KRAUS[29]).

Das bisher betrachtete Rohchlorophyll ist aber kein einheitlicher Körper.

Schon STOKES[31]) gelang es, durch die Methode der Entmischung und spektroskopischen Untersuchung festzustellen, daß in ihm zwei grüne und zwei gelbe Farbstoffe enthalten sind. Die letzteren nennt man heute Karotinoide[32]), die ersteren Chlorophylle. Auch KRAUS[33]) gelang es, durch Ausschüttelung der alkoholischen Lösung des Rohchlorophylls mit Benzol eine Trennung in einen blaugrünen in das Benzol übergehenden Anteil und einen gelben im Alkohol verbleibenden zu erzielen, und diese oder etwas abgewandelte Methoden werden heute auch noch häufig zu Demonstrationszwecken benutzt.

---

27) Nicht ganz ausgeschlossen ist es aber, daß neben echt gelöstem auch kolloidal gelöstes Chorophyll im lebenden Chloroplasten vorliegt (vgl. WILLSTÄTTER 1922 Ber. Chem. Ges. **55** 3601), man könnte dann bei Spekulationen über den Mechanismus der Assimilation mit beiden Formen und dem Uebergang der einen in die andere rechnen. Ueber die Annahme, daß vielleicht das Chlorophyll in der lipoiden Lösung besser gegen Oxydationen bei der Bestrahlung geschützt sein könnte, vgl. die bei STERN zitierte Literatur. — TSWETT 1911 Ber. Bot. Ges. **29** 74.

28) LIEBALDT Anm. 23.

29) KRAUS 1872 Zur Kenntnis der Chlorophyllfarbstoffe. Stuttgart.

30) 1918 Ber. Bot. Ges. **36** 73.

31) 1864 Proc. Roy. Soc. **13** 164.

32) 1906 TSWETT Ber. Bot. Ges. **24** 316; vgl. auch v. WISSELINGH 1914 Flora **107** 371.

33) 1872 Zur Kenntnis der Chlorophyllfarbstoffe. Stuttgart. SACHSSE (1877) schüttelte mit Benzin aus.

Um aber die einzelnen Farbstoffe voneinander zu trennen und sie in möglichst unverändertem Zustand rein zu gewinnen und untersuchen zu können, gent man heute nicht mehr von Lösungen des Rohchlorophylls in Alkohol, sondern aus später noch zu erörternden Gründen mit WILLSTÄTTER[34]) von solchen in Azeton aus. Man zerreibt frische Blätter, etwa der Brennessel mit Quarzsand und Kreide, um die Pflanzensäuren zu neutralisieren und extrahiert das Pulver mittels wasserhaltigen Azetons. Um nun zunächst die gelben Farbstoffe zu gewinnen, führt man die Gesamtheit der Farbstoffe aus dem Azeton in Aether über und schüttelt die ätherische Lösung mit alkoholischer Kalilauge, die die gelben Anteile unverändert läßt, die grünen aber aufnimmt und verseift (vgl. unten). Gießt man nun den gelb gefärbten Aether von der alkalischen grünen Seifenlösung ab, so hat man in ihm nur die gelben Farbstoffe, die Karotinoide; von diesen ist der eine, das Karotin in Petroläther, der andere, das Xanthophyll, in Holzgeist leichter löslich und auf Grund dieser verschiedenen Löslichkeit kann man beide trennen und im reinen Zustand untersuchen. Da zeigt es sich zunächst, daß

1. das Karotin ein ungesättigter Kohlenwasserstoff ist von der Formel $C_{40}H_{56}$, der in Kristallen erhalten werden konnte, und identisch ist mit dem Farbstoff der Möhrenwurzel. Auch sonst ist es selbst oder sind Isomere von ihm (z. B. das Lycopin der Tomatenfrüchte) in Blüten und Früchten weit verbreitet. Auch im Tierreich ist es zu finden[35]). Das Absorptionsspektrum des Karotins in Alkohol zeigt ein Band bei F, ein zweites zwischen F und G, etwa bei $\lambda = 450$ $\mu\mu$, endlich die Endabsorption im Violett, aus der sich bei 420 $\mu\mu$ noch ein drittes Band heraushebt.

2. Xanthophyll. Es ist eine gleichfalls kristallisierbare Oxydationsstufe des Karotins, und besitzt die Formel $C_{40}H_{56}O_2$. Das Absorptionsspektrum ähnelt dem des Karotins, doch sind die Banden gegen Violett verschoben[36]).

Die Karotinoide sollen nach der jetzt meist vertretenen Anschauung, soweit ihre Lichtabsorption in Frage kommt, mit der Assimilation nichts zu tun haben[37]). Sie sind also an dieser Stelle für uns weniger wichtig, als die Chlorophylle, deren Behandlung wir uns jetzt, auf WILLSTÄTTER fußend, zuwenden. Um aus der Azetonlösung, in der sämtliche Farbstoffe vereinigt sind, und aus der man nach der eben geschilderten Methode die Karotinoide abscheiden kann, nun auch die Chlorophylle rein darzustellen, benutzt man die merkwürdige Eigenschaft dieser, sobald sie einen gewissen Reinheitsgrad erlangt haben, nicht mehr in reinem, sondern nur noch in alkoholhaltigem Petroläther löslich zu sein[38]). Man gießt die Azetonlösung in Petroläther, wäscht nun mit Holzgeist zur Entfernung des Xanthophylls, und sobald man dann den Holzgeist durch Waschen mit Wasser ganz entfernt hat, fallen in dem Petroläther die grünen Farbstoffe in Form einer feinen Suspension aus und können dann durch Filtrieren von dem karotinhaltigen Petroläther getrennt werden. Durch Aufnehmen in Aether und Fällen mit Petroläther werden sie dann weiter gereinigt und sind nun frei von gelben Farbstoffen.

---

34) WILLSTÄTTER u. STOLL 1913 Untersuchungen über Chlorophyll. Berlin. Dies. 1918 Untersuchungen über die Assimilation der CO_2. Berlin.

35) TSWETT 1911 Ber. Bot. Ges. **29** 630. TOBLER 1912 ebenda **30** 33. WILLSTÄTTER u. ESCHER 1910 Zeitschr. f. physiol. Chem. **64** 47. Ueber Hämatochrome bei Algen: PRINGSHEIM 1914 COHNs Beitr. **12** 413; GEITLER 1923 Oesterr. Bot. Zeitschr. **72** 76; MEVIUS 1923 Ber. Bot. Ges. **41** 237.

36) IWANOWSKI 1914 Ber. Bot. Ges. **32** 433. TSWETT (zit. bei WILLSTÄTTER 1913 S. 156) glaubt auf Grund seiner chromatographischen Adsorptionsmethode, daß es mehrere isomere Xanthophylle gibt. — Mit Xanthophyll ist das Lutein des Hühnereies isomer.

37) WILLSTÄTTER u. STOLL 1918 Anm. 34. — Sie schließen auf die nicht photische Beteiligung der Karotinoide an der Assimilation daraus, daß nach Ausschaltung der von diesen absorbierten blauvioletten Strahlung durch ein Gelbfilter die Assimilation ungeschwächt bleibt. Da aber dies Filter die Lichtintensität herabsetzt, hätte eigentlich eine Schwächung der Assimilation eintreten müssen. Dieser Punkt ist noch weiter zu prüfen. Ueber Befunde BUDERs, die vielleicht für eine photische Beteiligung der Karotinoide sprechen, vgl. 1919 Jahrb. wiss. Bot. **58** 525. IWANOWSKI (Anm. 36) und PRINGSHEIM (1915 Ber. Bot. Ges. **33** 379) sprechen sich wie WILLSTÄTTER gegen die photische Beteiligung der Karotinoide aus. Nach IWANOWSKI sollen die Karotinoide die Funktion haben, das Chlorophyll vor Oxydation durch die blauvioletten Strahlen, die sie selbst absorbieren, zu schützen. Vgl. aber BUDER l. c. Ueber Karotinoide herbstlich vergilbter Blätter s. GÖRRIG 1918 Beih. Bot. Cbl. **35** I 342.

38) WILLSTÄTTER u. HUG 1910 Ann. d. Chemie **378** 21. TSWETT zit. bei WILLSTÄTTER 1913 S. 128.

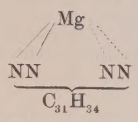
Chlorophylle. So erhält man die Chlorophylle als „blaustichig-schwarzes" mikrokristallinisches Pulver mit fast metallischem Reflex. Mg ist, wie schon KOHL[39]) angenommen hatte, ein wesentlicher Bestandteil, im Molekül aber nicht als elektrolytisch abspaltbares Ion, sondern in komplexer Bindung vorhanden. Chlorophyll enthält 4,5 Proz. Asche, die aus reiner Magnesia besteht. Phosphor, Kalium und Eisen fehlen, entgegen anderen Angaben. Dies Präparat besteht nun, wie schon erwähnt, aus zwei einander sehr nahestehenden Komponenten[40]):

dem Chlorophyll a $[MgN_4C_{32}H_{30}O]CO_2CH_3CO_2C_{20}H_{39}$
und dem Chlorophyll b $[MgN_4C_{32}H_{28}O_2]CO_2CH_3CO_2C_{20}H_{39}$

Chlorophyll a ist also um zwei Wasserstoffatome reicher und um ein Sauerstoffatom ärmer als Chlorophyll b. Beide können von einander getrennt werden, und da zeigt sich, daß Chlorophyll a blaugrün ist und im sichtbaren Spektrum 8 Banden hat, während Chlorophyll b gelbgrün ist und im Spektrum 10 Banden führt[41]). Vergleicht man die Absorptionsspektren in molekularer und in kolloidaler Lösung, so sieht man, daß die Banden in ersterer scharf begrenzt, in letzterer aber nur die Grenzen der Hauptabsorption im Rot und Violett deutlich sind, und außerdem die Banden nach Rot hin verschoben erscheinen. Da das Spektrum lebender Blätter gleichfalls diese Verschiebung und die unscharfe Gliederung der Absorption zeigt, schlossen WILLSTÄTTER und STOLL daraus auf den kolloidalen Zustand des Chlorophylls in vivo (vgl. dazu S. 176).

Besonders wichtig war nun die Aufhellung der Konstitution der Chlorophylle, die WILLSTÄTTER durch das Studium der mit Alkali entstehenden Mg-haltigen Produkte, der sogenannten Phylline sowie der durch Säureeinwirkung entstehenden Mg-freien Abbauprodukte, der sog. Phäophytine gelang, ehe er noch Chlorophyll aus der Pflanze im reinen Zustand dargestellt hatte. Bevor wir die WILLSTÄTTERschen Arbeiten in aller Kürze summarisch referieren, sei einstweilen als ihr wesentlichstes Ergebnis mitgeteilt, daß es sich bei beiden Chlorophyllen um Trikarbonsäuren handelt, deren erstes Karboxyl mit Methylalkohol, deren zweites mit einem hochmolekularen Alkohol, dem Phytol verestert ist, und deren dritte Karboxylgruppe mit Stickstoff des Moleküls verbunden, als Laktam vorhanden sein soll.

Betrachten wir nun zuerst den Einfluß von Alkalien auf das Chlorophyll. Es werden zuerst die Estergruppen verseift. Bei der Verseifung wird der Laktamring im Chlorophyllmolekül unter Umschlag der grünen Farbe nach Braun gesprengt; dann schließt sich ein neuer, ähnlicher, aber alkalibeständiger Ring, und die „braune Phase" verschwindet wieder. So entstehen die Mg-haltigen Chlorophyllinalkalisalze, die Farbe und Fluoreszenz des Chlorophylls noch zur Schau tragen; schließlich gelingt es, eine der Karboxylgruppen nach der anderen abzuspalten, und endlich resultiert eine sauerstofffreie, aber gleichfalls noch Mg-haltige Gruppe, in der die optischen Eigenschaften des unzersetzten Chlorophylls ebenfalls noch erhalten sind, das sog. Aetiophyllin



nach WILLSTÄTTER die eigentliche Stammsubstanz der Chlorophylle. Da es sauerstofffrei ist, ist Mg in dem Aetiophyllin an Stickstoff gebunden, und zwar

39) 1898 Bot. Cbl. **73** 417.

40) Hiermit ist die Angabe von STOKES (1864), SORBY (1873) und von TSWETT bestätigt. TSWETT nannte die zwei Komponenten Chlorophyllin α und β, während WILLSTÄTTER die durch Verseifung des Chlorophylls entstehende freie Karbonsäure als Chlorophyllin bezeichnet. MARCHLEWSKI und SCHUNCK haben die beiden Körper Allo- und Neochlorophyll genannt, doch scheint es nach TSWETT zweifelhaft, ob sie a- und b-Chlorophyll rein in Händen hatten. TSWETT hat 1900 Chlorophyll a kristallisiert dargestellt. Es besitzt im Blau keine Absorption. Vgl. dazu aber MARCHLEWSKI 1913 Ann. d. Chemie **395** 194.

41) Chlorophyll a soll nach v. GULICK auch im Infrarot noch absorbieren. D'HÉRÉ fand Absorption durch Chlorophyll a im gesamten Ultraviolett (zit. nach URSPRUNG). WILSCHKE fand, daß beide Komponenten durch je ein Fluoreszenzband ausgezeichnet sind; das von a liegt bei Betrachtung lebender Zellen mittels des Fluoreszenzmikroskops bei $\lambda = 680-660$, das von b bei $\lambda = 658-655$ μμ. (S. auch S. 176.)

substituiert es den Iminowasserstoff (NH) zweier Pyrrolkerne, indem es wahrscheinlich zugleich durch Partialaffinitäten an den Stickstoffatomen zweier anderer pyrrolartiger Kerne hängt[42]); diese Kerne sind aber nicht nur durch Mg, sondern auch noch anderweitig zusammengehalten, denn nach Entfernung des Mg, die durch Säuren gelingt, zerfällt das Molekül nicht, sondern es entsteht Aetioporphyrin: $C_{31}H_{36}N_4$.

Das Vorhandensein von Pyrrol im Chlorophyll kennt man, seit man beobachtet hat[43]), daß ein durch Behandlung mit starken Säuren, sodann mit heißem Alkali aus dem Chlorophyll entstehendes Abbauprodukt, das Phylloporphyrin Hoppe-Seylers[44]) (ebenso wie das aus dem Bluthämoglobin dargestellte Hämatoporphyrin) beim Erhitzen Dämpfe gibt, die einen mit HCl getränkten Fichtenspahn rot färben[45]).

Der Blutfarbstoff, Hämoglobin, enthält ebenfalls 4 Pyrrolkerne: er besteht aus dem Eiweißkörper Globin und der damit gepaarten Farbstoffkomponente Hämatochromogen. Dies führt Eisen, das analog dem Mg des Chlorophylls 2 Iminowasserstoffe zweier Pyrrolringe ersetzt, und ebenfalls wahrscheinlich durch 2 Nebenvalenzen an die 2 anderen Pyrrole gekettet ist. Entzieht man dem Hämatochromogen Fe, so erhält man Hämatoporphyrin, dies kann zu Hämoporphyrin reduziert werden. Spaltet dieses CO_2 ab, so entsteht Aetioporphyrin. Die bemerkenswerten Beziehungen zwischen Hämoglobin und Chlorophyll wurden zuerst von Verdeil (1851 Compt. rend.) auf Grund der falschen Annahme, Chlorophyll sei Fe-haltig, ausgesprochen. Die wissenschaftliche Begründung dieser Erkenntnis aber führt auf Hoppe-Seyler zurück, der die optische Aehnlichkeit zwischen seinem Phyllo- und seinem Hämatoporphyrin feststellte (Fig. 29).

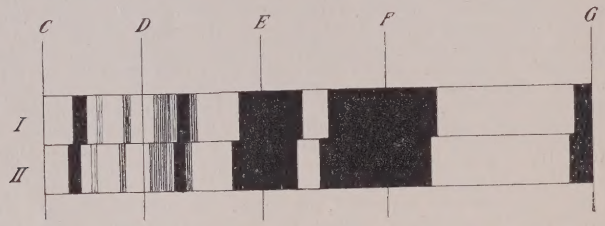


Fig. 29. Absorptionsspektren. *I* von Phylloporphyrin (in Aether). — *II* von Hämatoporphyrin (in Aether). — Nach Marchlewski in Roscoe-Schorlemmers Ausf. Lehrbuch der Chemie, Bd. 8, 1901.

Wir kommen nun zur Besprechung der Einwirkung von Säuren auf das Chlorophyll. Durch Säurewirkung, z. B. durch Einwirkung des sauren Zellsaftes absterbender Blätter, bilden sich braune, nicht mehr fluoreszierende Produkte, die Hoppe-Seyler Chlorophyllan nannte. Bei geeigneter Behandlung mit organischen Säuren, z. B. Oxalsäure, erreichte aber Willstätter mit seinen Mitarbeitern, daß lediglich das Magnesium aus dem sonst unverändert bleibenden Chlorophyllmolekül aus- und an seine Stelle Wasserstoff eintrat. So entstand das ebenfalls braune Phäophytin, das unter Wiederaufnahme von Magnesium oder dadurch, daß Kupfer, Eisen, Zink an die Stelle des Mg eingeführt wird, die grüne Chlorophyllfarbe wieder annimmt. Behandelt man Phäophytin mit starken Säuren, so wird die Phytolestergruppe verseift, es entsteht so aus dem (auch als Phytylphäophorbid bezeichneten) Phäophytin das Phäophorbid. Bei weiterer Behandlung mit Alkali wird auch die Methylestergruppe abgespalten, und schließlich erscheinen, wenn das Phäophytin nach Vorschrift hergestellt war, zwei sehr charakteristische Spaltungsprodukte, das sog. Phytochlorin e, in Lösung olivgrün, und das Phytorhodin g, in Lösung rot, beide gut kristallisierend und von besonderer Wichtigkeit, weil man aus dem konstanten Vorkommen dieser zwei Produkte darauf schließen kann, daß das Chlorophyll tatsächlich aus den 2 Komponenten a und b besteht: Chlorophyll a

42) Eine andere Auffassung, nach der auch ein Hydroxyl am Mg hängen soll, vertritt Küster 1920 Zeitschr. f. physiol. Chemie **110** 93.
43) Schunck u. Marchlewski 1895 Ann. d. Chemie **288** 209.
44) 1880 Zeitschr. f. physiol. Chemie **4** 139.
45) Vgl. auch Schunck u. Marchlewski 1895 Ann. d. Chemie **284** 81.

ist nämlich die Muttersubstanz vom Phytochlorin e und Chlorophyll b die vom Phytorhodin g[46]).

Noch sei erwähnt, daß man beim Verseifen des eben genannten Phytylphäophorbids Phäophytin im großem Maßstabe den Alkohol Phytol darstellen kann. Er nimmt der Masse nach etwa ein Drittel des Chlorophyllmoleküls in Anspruch, ist im übrigen ein hochmolekularer, nicht kristallisierender ungesättigter Alkohol mit verzweigtem Kohlenstoffgerüst und wohl nicht ganz geklärter Konstitution[47]).

Es ist nun noch die Frage zu behandeln, warum sich die Extraktion der Blätter mittels Alkohols zur Darstellung des Chlorophylls nicht eignet.

Wird diese Extraktion nicht sehr rasch vorgenommen, so tritt unter dem Einfluß eines Katalysators (Chlorophyllase)[48]) Alkoholyse des Chlorophylls ein: das Phytol wird abgespalten; an seine Stelle tritt Aethylalkohol und die neue Verbindung (das Aethylchlorophyllid) kann in schönen Kristallen erhalten werden. Diese kristallisierte Substanz ist früher von MONTEVERDE, aber auch noch anfänglich von WILLSTÄTTER für natives Chlorophyll gehalten worden; sie fehlt indes im unzersetzten Chlorophyll, wie TSWETT schon lange behauptet hatte. Entsprechend kann man auch Methylchlorophyllid a und b (vgl. Erklärung zu Fig. 30) herstellen, und das native Chlorophyll kann als „Phytyl"-Chlorophyllid bezeichnet werden.

Was die Farbstoffe der abweichend gefärbten Chromatophoren der braunen, roten, blauen Algen betrifft, so enthalten sie neben anderen Pigmenten auch die Karotinoide und Chlorophyll. Dies führt aber nach WILLSTÄTTER[49]) bei den Braunalgen fast nur die Komponente a, die Komponente b nur spurenweise. Bei ihnen kommt außerdem außer den beiden üblichen Karotinoiden noch das Fucoxanthin, sauerstoffreicher als Xanthophyll, vor. Nach TSWETT[50]) soll aber bei Braunalgen außer Chlorophyll a eine andere ihnen eigene Modifikation (Chlorophyll γ) vorkommen, die WILLSTÄTTER vermißte und WILSCHKE[51]) nur in toten Algen auffand. Nach MOLISCH[52]) endlich sollen die Braunalgen, auch die Diatomeen und von Blütenpflanzen die Orchidee Neottia (Vogelnest) im Leben überhaupt kein Chlorophyll, sondern eine braune Abart davon, das Phäophyll (COHN 1865) führen, das erst beim Tod in Chlorophyll übergeht. Die Rotalgen enthalten in den Chromatophoren dieselben Farbstoffe, wie die Blütenpflanzen, verdeckt durch das rote Phycoerythrin, das nach MOLISCH ein kristallisierbarer Eiweißkörper sein soll, der in zwei Modifikationen, deren eine fluoresziert. auftreten soll. Einige Florideen führen außerdem noch Phycocyan, das nach MOLISCH ebenfalls ein Proteid sein soll. Die Blaualgen endlich führen ebenfalls Chlorophyll, die beiden Karotinoide und außerdem Phycocyan, einige auch Schizophycoerythrin. — Auf die Farbstoffe der Purpurbakterien kommen wir im Kap. 17 zu sprechen. Als Bakterioviridin bezeichnet METZNER[53]) den der CO_2-Assimilation dienenden grünen, gelbrot fluoreszierenden Farbstoff (Gemisch) der sog. grünen Bakterien. Er ist mit Chlorophyll nicht identisch, wenn er auch nach Absorption und nach Abbauprodukten ihm ähnelt.

Sehen wir nun aber von diesen Sonderfällen ab, so ist es als eines der wichtigsten Ergebnisse[54]) der WILLSTÄTTERschen Arbeiten

46) Sie können auch dadurch gewonnen werden, daß man Chlorophyll zuerst mit Alkali, dann erst mit Säure behandelt.

47) WILLSTÄTTER u. Mitarbeiter 1919 Ann. d. Chemie **418** 121.

48) Bärenklaue, Waldziest, Hohlzahn enthalten reichlich, Gräser, Platane Brennessel aber wenig Chlorophyllase. — Wichtig ist, daß WILLSTÄTTER auch mittels dieses Katalysators Phytol aus dem Chlorophyll abspalten konnte, so daß jeder Verdacht schwinden muß, als sei dieser wichtige Alkohol nicht im Chlorophyll vorgebildet, sondern erst durch Alkali oder Säurewirkung entstanden.

49) 1914 Ann. d. Chemie 404.

50) 1912 Revue d. sc.

51) 1914 Zeitschr. f. wiss. Mikr. **31** 338 (Braunalgen, Diatomeen, Neottia zeigen lebend unter dem Fluoreszenzmikroskop nur das Band von a). — WEBER 1920 Ber. Bot. Ges. **38** 233.

52) Mikrochemie; dort Literatur. S. auch S. 225 Anm. 100.

53) 1922 Ber. Bot. Ges. **40** 125.

54) Ueber die Methodik, die zu den hier genannten Ergebnissen führte, sei nur so viel gesagt, daß die aus verschiedenen Objekten oder denselben Objekten unter verschiedenen Bedingungen gewonnenen Lösungen der einzelnen Chlorophyllfarbstoffe kolorimetrisch mit Lösungen der Farbstoffe von bekanntem Gehalt verglichen wurden.

zu buchen, daß bei mehr als 200 grünen Pflanzen aus den verschiedensten Verwandtschaftsverhältnissen, Bewohnern der verschiedensten Standorte und Breiten immer dasselbe Chlorophyll gefunden worden ist, womit ältere Anschauungen von artspezifischen Chlorophyllen

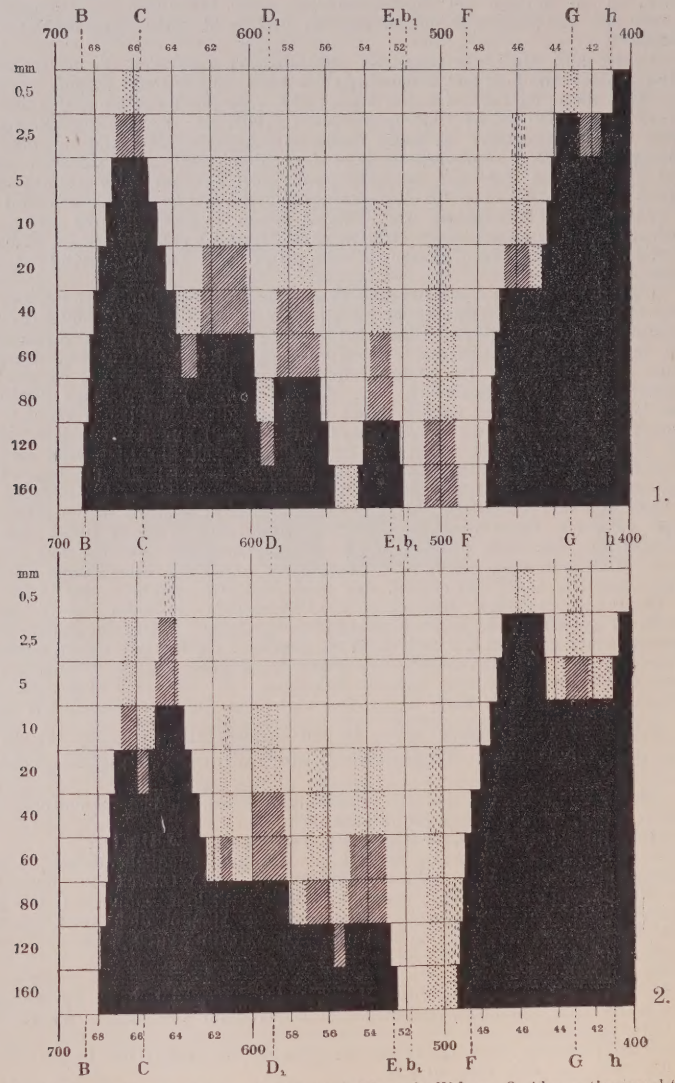


Fig. 30. 1. Absorptionsspektrum des Methylchlorophyllids a. 2. Absorptionsspektrum des Methylchlorophyllids b. Lösung von je 0,0312 g in 1 Liter Aether in Schichtendicke von 0,5—160 mm. Die Absorptionsspektren von Chlorophyll a und b sind fast ganz identisch mit denen ihrer Methylchlorophyllide. Willstätter, Ann. d. Chemie **385** 168.

widerlegt sind. Der Chlorophyllgehalt gewöhnlicher grüner Blätter beträgt etwa 0,8 Proz. des Trockengewichts (0,6 bis 1,2)[55] und 0,3 bis 0,7 g für ein Quadratmeter Blattfläche. In blaßgrünen Sippen kann allerdings der Chlorophyllgehalt bis auf 15, ja bis auf 3 Proz. des Gehaltes normal grüner Formen herabgehen. Ebenso unterliegt der Gehalt an Karotinoiden keinen allzu großen Schwankungen bei verschiedenen Gewächsen: Auf das Trockengewicht entfallen 0,07 bis 0,2 Proz. oder 0,03 bis 0,07 für das Quadratmeter Blattfläche. Besonders beachtenswert ist es nun weiter, daß auch das Verhältnis der beiden Chlorophyllkomponenten a und b zueinander immer ziemlich dasselbe ist: auf ein Molekül b treffen drei Moleküle a (genau ist das Verhältnis, das Willstätter mit $Q\frac{a}{b}$ bezeichnet $= 2{,}9$)[56]. Auch das Verhältnis der beiden Karotinoide zueinander unterliegt nur kleinen Schwankungen; auf 1 Molekül Karotin kommen $1^1/_2$—2 Moleküle Xanthophyll.

Es wäre nun von höchster Bedeutung gewesen, wenn es gelungen wäre, nachzuweisen, daß sich Chlorophyll a in b und Karotin in Xanthophyll in der lebenden Zelle während der Assimilation umwandeln, bzw. umgekehrt, Umwandlungen, die vom chemischen Standpunkt sehr naheliegend sind, da es sich ja dabei einfach um Uebergänge einer Oxydationsstufe in eine andere handeln würde. Solche Anschauungen hatte Willstätter auch zunächst vertreten, und die Umwandlungsfähigkeit wäre offenbar ohne weiteres dann nachgewiesen, wenn es gelingen sollte, durch gesteigerte Assimilation oder anderweitige Aenderung der Lebensbedingungen $Q\frac{a}{b}$ oder $Q\frac{k}{x}$ zu verändern. Trotz eingehendster darauf gerichteter Versuche ist es aber Willstätter und seinen Mitarbeitern nie gelungen, eine wesentliche Veränderung dieser Verhältnisse zu erzwingen. „Das Verhältnis der beiden Chlorophyllkomponenten kann nicht, das der Karotinoide nicht erheblich verändert werden." So gelingt es auf diesem Weg nicht, die Umwandlungsfähigkeit einer der beiden Chlorophyllkomponenten oder eines der Karotinoide in das andere, während des Lebens zu beweisen und erst recht nicht, daß solche Umwandlung für die Assimilation wesentlich ist. Damit ist allerdings nicht gesagt, daß nicht vielleicht doch dauernd eine Hin- und Rückverwandlung des Chlorophylls a und b einerseits, des Karotins und Xanthophylls andererseits stattfindet, sondern es ist nur nachgewiesen, daß der Gleichgewichtszustand auch bei weitgehender Abwandlung der Assimilationsbedingungen nicht oder jedenfalls nicht wesentlich verschoben wird[57].

Jedenfalls ist der Sinn des Vorkommens zweier Chlorophyllkomponenten heute noch ganz unbekannt. Willstätter macht darauf aufmerksam, daß die Absorptionsbanden von a und b sich nicht decken, sondern einander ausweichen, so daß sie Strahlen verschiedener Brechbarkeit ausnutzen[58].

Wichtig sind des weiteren die Begriffe „Assimilationszahl" und „Assimilationszeit", die Willstätter in die Wissenschaft einführte, nachdem er die Methoden zur Bestimmung des Chlorophyllgehaltes der Organe ausgearbeitet hatte.

Assimilationszahl ist die Menge assimilierter Kohlensäure, bezogen auf 1 g Chlorophyll — unter bestimmten Bedingungen — nämlich überschüssiger Licht- und Kohlensäurezufuhr und günstiger Tempe-

55) Bei einzelligen Grünalgen kann der Chlorophyllgehalt größer sein; nach Warburg (1922 Zeitschr. f. physik. Chemie **102** 235) beträgt er bei Chlorella vulgaris, nach Willstätters Methodik bestimmt, $2^1/_2$ Proz. der Trockensubstanz, wenn es sich um Zellen handelt, die bei Tageslicht erwachsen sind; bei Schattenzellen ca. 4 Proz.

56) Tswett fand das Verhältnis zwischen seinen Chlorophyllinen auch konstant, aber größer, = 5, Marchlewski hatte für sein Neo- und Allochlorophyll ein je nach den Bedingungen wechselndes Verhältnis gefunden.

57) Kurt Noack 1922 Zeitschr. f. Bot. **14** 3.

58) Dazu Schroeder 1918 Ber. Bot. Ges. **36** (9).

ratur. Sie beträgt für gewöhnliche Laubblätter 6—9 g Kohlendioxyd. Sie ist bei jungen Blättern höher als bei ausgewachsenen, ist weiter von der Jahreszeit abhängig, ist sodann, worauf wir noch zu sprechen kommen, bei gelben, chlorophyllarmen Sippen derselben Spezies weitaus größer als bei grünen. Auch bei etiolierten, eben ergrünenden Blättern ist sie sehr hoch. Jedenfalls können wir aus den angeführten Beispielen schon sehen, daß keine Proportionalität zwischen Chlorophyllgehalt und Leistung nachzuweisen ist.

Als Assimilationszeit, die der „Zahl" umgekehrt proportional ist, bezeichnet Willstätter die Zeit, in der bei bestimmter Temperatur, unter überschüssiger Zufuhr von Licht und Kohlendioxyd ein Mol CO_2 durch ein Mol Chlorophyll zerlegt wird. Sie beträgt, um auch hier ein Beispiel zu nennen, für normalgrüne Hollunderblätter 28,5 Sekunden, für solche einer gelbgrünen Varietät aber 1,5 Sekunden.

Versuche zur quantitativen Bestimmung des Chlorophyllfarbstoffes in Blättern machte schon Hansen[59]). Interessante Angaben über den relativen Chlorophyllgehalt in Sonnen- und Schattenblättern, sowie in Blättern von verschiedenem Entwickelungsstadium verdanken wir Lubimenko[60]), der unter Benutzung eines schon von Timirjaseff 1879 verwendeten Prinzips Chlorophyllextrakte spektroskopisch untersuchte und verglich mit einem als Einheit gewählten willkürlichen Extrakt, etwa aus 1 g Buchenblättern. Er variierte die Schichtdicke, bis das zwischen B und C gelegene Absorptionsband von gleicher Stärke und Breite wie das der Vergleichslösung war, und setzte dann den Chlorophyllgehalt der Extrakte der Schichtdicke umgekehrt proportional (vgl. auch Rosé). Da das von ihm verwertete Absorptionsband auf Rechnung der Chlorophylle im engeren Sinn, nicht der Karotinoide zu setzen ist, konnte er auf die quantitative Abtrennung dieser Begleitfarbstoffe vom Chlorophyll verzichten.

Lubimenko fand, was schon Jönsson[60]) mit unvollkommener Methode gefunden hatte, und was in vielen Fällen der Augenschein lehrt, daß Schattenpflanzen mehr Chlorophyll als Sonnenpflanzen führen, und aus der Tatsache, daß das auch bei etwa gleichem anatomischen Bau von beiderlei Blättern der Fall ist, schloß er, daß bei den ersteren nicht sowohl die Chlorophyllkornzahl als vielmehr die Konzentration des Farbstoffes in den Chloroplasten größer ist. Das Gleiche wird erschlossen aus physiologischen Ergebnissen, auf die noch zurückzukommen ist. — Sodann fand Lubimenko, daß in der Gewichtseinheit der Blätter von Nadelhölzern wie Kiefer oder Fichte weniger Chorophyll zu sein pflegt als in Laubblättern, etwa Birke oder Linde. Die Ergebnisse Lubimenkos wurden dann später unter Verwendung derselben Methoden von Rosé[61]) bestätigt. Er fand, daß bei einer spezifisch verschieden hohen Lichtintensität, die bei Sonnenpflanzen höher als bei Schattenpflanzen liegt, das Maximum von Chlorophyll gebildet wird, und daß in Schattenpflanzen beim Optimum der Beleuchtung mehr als bei Sonnenpflanzen entsteht. Bemerkenswert ist, daß bei Schattenpflanzen die Variationsbreite des Chlorophyllgehaltes größer ist als bei Sonnenpflanzen, und daß Hand in Hand damit eine größere Anpassungsfähigkeit an verschiedene Lichtintensitäten bei Schattenpflanzen geht. Bei starker Intensität der Bestrahlung verwischt sich der Unterschied im Chlorophyllgehalt bei beiderlei Gewächsen (als Sonnenpflanze diente Pisum sativum, als Schattenpflanze Teucrium scorodonia).

Neuere mit Willstätters Methoden gefundene Ergebnisse veröffentlichen Stålfelt[62]) und dann Lundegårdh[63]). Die erstgenannte fand, wie schon Lubi-

59) 1888 Arb Bot. Inst. Würzburg **3** 426.

60) 1908 Rev. gén. d. bot. **20** 237. Rohere kolorimetrische Untersuchungen liegen z. B. vor von Jönsson (1902 Justs Jahrb. **30** II 694) oder neuerdings von Henrici (1918 Diss. Basel). Hier wurden lediglich die Rohchlorophyllösungen verglichen, also nicht der Gehalt an Chlorophyll s. str. Henrici fand, daß der Rohchlorophyllgehalt von Ebenenexemplaren verschiedener Wiesenpflanzen meistens größer ist als der von Alpenexemplaren, der Gehalt auf gleiches Gewicht bezogen.

61) 1913 Ann. sc. nat. 9. sér. **17** 1.

62) 1922 Medd. fr. Stat. Skogsförsöksamt **18** 5.

63) 1922 Biol. Cbl. **42** 337; 1921 Sv. Bot. Tidskr. **15** 46. Lundegårdh gelang es auch, durch gesteigerte Zufuhr von CO_2 den Chlorophyllgehalt von Blättern um 10 Proz. zu steigern. Anm. bei der Korrektur: Budde 1923 Bot. Arch. **4** 443.

MENKO bei Kiefer und Fichte weniger Chlorophyll als bei Laubblättern, im übrigen ebenfalls bei Sonnennadeln weniger als bei Schattennadeln. LUNDEGÅRDH fand in den Blättern des Sauerklees (Schattenpflanze) in der Gewichtseinheit 1,26, wenn bei der Bohne die Chlorophyllmenge mit 1 bezeichnet wurde. LUNDEGÅRDH führt das auf Mangel mechanischer Gewebe und größere Masse des einzelnen Chloroplasten in den Schattenblättern zurück. Denn was Zahl und Größe der Chloroplasten betrifft, fand LUNDEGÅRDH, daß die Schattenblätter zwar weniger Chlorophyllkörner pro Zelle führen, dafür aber, wie schon LUBIMENKO konstatierte, die Größe der Körner in Schattenblättern weit beträchtlicher ist. Die Oberfläche des Chlorophyllkorns in den Sauerkleeblättern verhält sich zu der der Sonnenpflanze Nasturtium wie 2,3 zu 1.

Wir behandeln nun die Frage, ob der Farbstoff allein oder nur in Verbindung mit dem lebenden Protoplasma des Chloroplasten die CO_2-Assimilation besorgt. Schon öfters ist die Behauptung aufgestellt worden, der gelöste Chlorophyllfarbstoff vermöge auch außerhalb des lebenden Substrates aus Kohlensäure Sauerstoff zu entwickeln. KNY [64]) hat aber mit der Bakterienmethode dargetan, daß dem nicht so ist; CZAPEK [65]) verfolgte derartige Versuche weiter; er lagerte chlorophyllhaltige Oeltröpfchen in farbloses Protoplasma ein, aber eine Sauerstoffausscheidung war bei diesen künstlich mit Chlorophyll versorgten Zellen nicht nachzuweisen. Es ist also zum richtigen Funktionieren des Apparates die plasmatische Grundlage ebenso notwendig wie der Farbstoff, und beliebige Teile des Zellplasmas oder andere chemische Stoffe können die Tätigkeit des Chloroplastenplasmas nicht ausüben [66]). Man hat auch vielfach beobachtet, daß einzelne Chloroplasten, aus der Zelle isoliert, noch eine Zeitlang fortfahren können, zu assimilieren, während das farblose Plasma der Zelle durchaus untätig bleibt. Die Streitfrage [67]), ob solche funktionsfähige Chloroplasten noch von einer Plasmahülle umgeben sein müssen oder nicht, interessiert uns hier weniger, es ist ja klar, daß auf die Dauer nur ein vom Plasma umschlossener Chloroplast assimilieren kann, und deshalb ist es schließlich nicht so wichtig zu wissen, wie schnell er außerhalb des Plasmas seine Tätigkeit einstellt.

Licht. Als dritten Punkt haben wir die Wirkung des Lichtes beim Assimilationsprozeß hervorzuheben. Jede der oben erwähnten Methoden zeigt, daß eine Sauerstoffentwicklung nur bei Beleuchtung und nur an der unmittelbar dem Licht exponierten Stelle vor sich geht. Mit der Gasblasenmethode kann man auch in anschaulicher Weise zeigen, wie die Assimilation abnimmt, wenn

64) KNY 1897 Ber. Bot. Ges. **15** 388.

65) CZAPEK 1902 Ber. Bot. Ges. **20** (44).

66) Die Versuche von FRIEDEL (1901 Compt. rend. **132** 1131) und MACCHIATI (1903 Revue gén. bot. **15** 20), diese Stoffe zu isolieren, können das Gegenteil nicht beweisen (HERTZOG 1902 Zeitschr. f. physiol. Chemie **35** 459. BERNARD 1904 u. 1905 Beih. Bot. Cbl. **16** 36, **19** 59; 1907 Bot. Cbl. **105** 652. MOLISCH 1904 Bot. Ztg. **62** 1). Ferner ergaben kritische Versuche WILLSTÄTTERS, daß reines Chorophyll, kolloidal gelöst, Kohlensäure nicht zu zerlegen vermag (WILLSTÄTTER u. STOLL 1918 S. 162, 395, 399). Endlich hatten USHER und PRIESTLEY, SCHRYVER, CHODAT und SCHWEIZER Aldehydbildung (s. S. 189) bei Belichtung von Chlorophyllpräparaten (z. B. chlorophyllhaltigen Gelatinefilmsen) gefunden, und daraus auf Reduktion der CO_2 außerhalb der Zelle geschlossen. Wie WILLSTÄTTER u. STOLL l. c. S. 395 ausführen, hat solche Aldehydbildung mit CO_2-Zerlegung nichts zu tun. Irgendwelche Begleitstoffe der Chlorophyllpräparate wurden durch Belichtung unter Aldehydbildung zerlegt (vgl. auch SPÖHR 1913 Biochem. Zeitschr. **57** 103).

67) Vgl. KNY 1897 Ber. Bot. Ges. **15** 388; 1898 Bot. Cbl. **73** 426. EWART 1898 Bot. Cbl. **75** 33.

man mit der Versuchspflanze allmählich vom Fenster nach dem Hintergrund eines Zimmers geht, und wie der Prozeß noch bei relativ hohen Lichtintensitäten, die z. B. unserem Auge das Sehen noch erlauben (beim sog. „Kompensationspunkte", wo Assimilation und Atmung sich aufheben) zum Stillstand kommt. Es soll jetzt untersucht werden, welche Stoffe aus der Kohlensäure entstehen, es soll die Frage nach dem **„ersten Assimilationsprodukt"** diskutiert werden. Die Volumgleichheit der verarbeiteten Kohlensäure mit dem auftretenden Sauerstoff (S. 172) gibt in dieser Beziehung Anhaltspunkte: Sie würde z. B. der Zerlegung des Kohlendioxyds in C und O_2 entsprechen. Allein gegen die Entstehung freien Kohlenstoffes spricht alle Erfahrung. Alle organische Substanz enthält neben dem Kohlenstoff mindestens noch Wasserstoff, und dieser kann nur dem überall in der Pflanze vorhandenen Wasser entstammen. Nehmen wir nun an, es entständen bei der CO_2-Assimilation die einfachsten organischen Verbindungen, nämlich Kohlenwasserstoffe, so müßte der gesamte Sauerstoff aus der Kohlensäure und aus dem Wasser entfernt werden; dann müßte aber auch viel mehr Sauerstoff frei werden, als tatsächlich gefunden wird. Zudem haben Versuche von Boussingault[68]) gezeigt, daß Kohlenwasserstoff nicht weiter verarbeitet werden kann. Dagegen stimmt das beobachtete Verhältnis von aufgenommenem Kohlenstoff und ausgeschiedenem Sauerstoff gut mit der Bildung von Kohlehydraten. Denn wenn wir z. B. die Bildung von Stärke oder von Glukose in schematischer Weise versinnlichen wollen, bekommen wir folgende Formeln:

$$\underset{\text{Kohlensäure}}{6\,CO_2} + \underset{\text{Wasser}}{6\,H_2O} = \underset{\text{Glukose}}{C_6H_{12}O_6} + \underset{\text{Sauerstoff}}{6\,O_2} \quad \text{oder}$$

$$6\,CO_2 + 5\,H_2O = \underset{\text{Stärke}}{C_6H_{10}O_5} + 6\,O_2$$

In beiden Fällen ist das Verhältnis $\frac{O_2}{CO_2} = 1$, wie es die Analysen auch zeigen. Tatsächlich ist denn auch die Entstehung von Kohlehydraten bei der Kohlensäureassimilation der grünen Pflanze mit größter Sicherheit beobachtet. Die zu ihrer Bildung notwendige Verarbeitung von Wasser ist nur indirekt nachgewiesen, insofern als schon Th. de Saussure[69]) beobachtete, daß die Trockengewichtszunahme der grünen Pflanze erheblich größer ist, als man nach der C-Aufnahme erwarten sollte. Der Ueberschuß des Trockengewichtes über die C-Aufnahme muß vom Wasser herrühren.

Unter den Kohlehydraten, die beim Assimilationsprozeß entstehen, ist die Stärke am längsten bekannt, weil sie am auffälligsten ist. Mit Hilfe des Mikroskopes kann man sie oft schon nach ganz kurzer Zeit in den beleuchteten Chlorophyllkörnern nachweisen, wenn man zuvor dafür gesorgt hat, daß diese beim Beginne des Versuches stärkefrei waren; das erreicht man, wenn man die Pflanzen einige Zeit im Dunkeln verweilen läßt, wodurch nicht nur eine Neubildung von Stärke verhindert, sondern auch eine Auflösung der vorhandenen erzielt wird. Bringt man ein stärkefreies Blatt, das dem Stengel noch ansitzt, an einem hellen Sommertag frühmorgens an die Sonne, so

68) Boussingault 1868 Agronomie 4 300 u. 375.
69) Th. de Saussure 1804 Recherches sur la végétation (Ostwalds Klassiker 15 u. 16).

kann man mit Hilfe von Jodlösung eine von Stunde zu Stunde zunehmende Menge von Stärke in ihm nachweisen; am Abend sind die Chlorophyllkörner derartig mit Stärke vollgepfropft, daß man mit Jodlösung sofort eine schwarze Färbung erhält. Zur Ausführung dieser „Jodprobe" (Sachs) ist es zweckmäßig, das Chlorophyll zu extrahieren, damit es die Farbenreaktion nicht verdeckt, und namentlich zum Nachweis kleiner Stärkemengen empfiehlt es sich, diese zu verkleistern, entweder durch Behandlung mit Chloralhydrat oder mit kochendem Wasser[70]). — An einem stärkefreien Blatt läßt sich auch sehr bequem zeigen, daß nur am Licht, und auch nur in den unmittelbar vom Licht getroffenen Partien Stärkebildung stattfindet. Es genügt, einen Teil des Blattes durch Papierstücke, Korke oder dergleichen zu beschatten, um dann später diese Gegenstände hell — d. h. stärkefrei — auf dunklem Grunde abgebildet zu erhalten. Ebensogut kann man aber auch das Blatt mit einer undurchsichtigen Schablone bedecken, in der einzelne Partien, z. B. das Wort „Stärke" ausgeschnitten ist. Nach genügender Beleuchtung und Jodbehandlung zeigt sich dann dieses Wort schwarz auf dem sonst farblosen Blatt (Fig. 31). Auch bei partieller Beleuchtung einer einzelnen Algenzelle hat sich gezeigt, daß nun die belichteten Stärkeherde Stärke bildeten, die unbelichteten in derselben Zelle aber nicht[71]).

Fig. 31. Assimilationsversuch mit dem Blatt von Ariopsis peltata. Verkleinert.

Experimentiert man mit verschiedenen Pflanzen, so zeigt sich, daß in der gleichen Zeit eine verschieden große Menge von Stärke gebildet wird; häufig ist diese bei ganzen Familien ungefähr gleich. So findet sich bei Solanaceen und Papilionaceen sehr viel, bei Papaveraceen, Crassulaceen, Labiaten etc. viel Stärke, während bei manchen Gentianaceen und Iridaceen nur wenig und bei Asclepias Cornuti, Allium, Scilla u. v. a. Liliaceen und Amaryllidaceen sowie manchen Orchidaceen gar keine Stärke auftritt[72]).

Nun kann man sich aber davon überzeugen, daß auch da, wo Stärkebildung nicht stattfindet, doch eine lebhafte Sauerstoffentwicklung am Sonnenlicht erfolgt, und daß auch hier der Sauerstoff dasselbe Volum einnimmt wie die zerlegte Kohlensäure. Daraus folgt, daß andere Kohlehydrate gebildet werden. Genauere Ueberlegung läßt ferner erkennen, daß auch bei den stärkereichsten Pflanzen die zur Beobachtung kommende Stärke nicht das erste Produkt der CO_2-Assimilation ist. Einmal ist es schon an und für sich unwahrscheinlich, daß sofort ein fester, kristallisierter Körper entsteht, wie es die Stärke ist, zweitens findet man auch im günstigsten Falle die Stärke erst eine gewisse Zeit nach dem Beginne der Kohlensäurezerlegung. So fand Kraus[73]) die ersten nachweisbaren Spuren von

70) Eine abgekürzte nur an Blättern mit geöffneten Stomata verwendbare Jodprobe (mit Jodäther) gibt Neger an (1912 Ber. Bot. Ges. **30** 93); vgl. auch Molisch 1914 Sitzungsber. K. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. **123** I 923.

71) Schroeder 1921 Ber. Bot. Ges. **39** (6).

72) A. Meyer 1885 Bot. Ztg. **43** 417.

73) Kraus 1869 Jahrb. wiss. Bot. **7** 511. Benecke 1921 Zeitschr. f. Bot. **13** 417.

Stärke bei Spirogyra 5 Minuten nach Beginn der Beleuchtung und in anderen Fällen noch später; die Bakterienmethode aber zeigt, daß die Zerlegung der Kohlensäure momentan mit der Beleuchtung beginnt. Es müssen also offenbar allgemein zunächst lösliche Assimilationsprodukte gebildet werden, und aus diesen entsteht erst sekundär die Stärke. A. Meyer[72]) hat durch chemische Analyse gezeigt, daß in den stärkefreien Pflanzen große Mengen von löslichen Kohlehydraten, sowohl reduzierenden wie nicht reduzierenden, gebildet werden, und daß auch in den stärkereichsten Pflanzen Zucker sich vorfinden. A. F. W. Schimper[74]) hat diese Resultate bestätigt und aus ihnen folgenden Schluß gezogen: Der Unterschied in der Stärkebildung bei den verschiedenen Pflanzen liegt nicht etwa in einer verschiedenen Intensität der Assimilation, sondern darin, daß die einen Kohlehydrate gelöst aufspeichern, während die anderen sie in Stärke verwandeln; deshalb spricht man von „Stärke"- und von „Zuckerblättern"[75]) (vgl. S. 194). Auch konnte gezeigt werden, daß viele für gewöhnlich stärkefreie Pflanzen Stärke bilden, wenn der bei der Assimilation entstandene Zucker in genügend starker Konzentration vorhanden ist. Eine solche aber kann auf verschiedenem Wege erzielt werden. Einmal durch Abtrennen der Blätter vom Stengel, also durch Verhinderung der Auswanderung der gebildeten Kohlehydrate, dann durch Verwendung einer kohlensäurereichen Luft, die eine Steigerung der Assimilationsintensität bedingt[76]) oder[77]) drittens durch Zuführung gewisser Kohlehydrate von außen her; so gelang es z. B. Schimper[74]), die normal stärkefreie Iris germanica auf einer 20-proz. Zuckerlösung zur Stärkebildung zu bringen. Diese Methode war aber schon vorher durch Böhm[78]), und wurde weiterhin von A. Meyer, Laurent, Klebs und Treboux[79]) mit vielem Erfolg in der Art verwandt, daß zuvor stärkefrei gemachte Pflanzen im Dunkeln auf Zuckerlösungen zur Stärkebildung gebracht wurden. Die Stärkebildung hat demnach mit der Assimilation der Kohlensäure direkt nichts zu tun; sie tritt vielmehr in allen Chromatophoren, ob sie Chlorophyll führen oder nicht, ob sie am Licht oder im Dunkeln weilen, stets dann auf, wenn die löslichen Kohlehydrate in sehr großen Mengen in den Zellen angehäuft werden. Die Konzentration der Zuckerarten, die zur Stärkebildung führt, ist indes bei verschiedenen

74) Schimper 1885 Bot. Ztg. **43** 737.

75) Ueber die Art der in Zuckerblättern gespeicherten löslichen Kohlehydrate vgl. Kylin 1918 Zeitschr. f. physiol. Chemie **101** 77. Tulipa speichert im wesentlichen d-Glukose, Gentiana ein unbekanntes linksdrehendes Saccharid. Meyer hatte in Yucca Sinigrin als Vertreter der Stärke gefunden. Bei gewissen Braunalgen wird die dieser Gruppe fehlende Stärke durch das lösliche Kohlehydrat Laminarin ersetzt (Kylin 1915 ebenda **94** 337).

76) Godlewski 1877 Flora **60** 218 (bei Musa und Strelitzia). Schimper 1885 zit. in 74 (bei Iris).

77) Bei zu stark gesteigerter Konzentration der Zuckerlösung kann durch Wasserentziehung umgekehrt Verzuckerung etwa vorhandener Stärke erfolgen. Lundegårdh 1914 Jahrb. wiss. Bot. **53** 421, und Horn zit. unter 80. Ueber Schließzellen vgl. S. 76.

78) Böhm 1883 Bot. Ztg. **41** 33.

79) A. Meyer 1886 Bot Ztg. **45** 81. Laurent 1887 Bull. soc. bot. Belg. **26** 243. Klebs 1888 Unters. Tübingen **2** 489. Treboux 1909 Ber. Bot. Ges. **27** 428 u. 507. Vollständige Zusammenstellung bei Schroeder zit. Anm. 82. Negativ verlaufene Versuche, Stärkebildung aus Polyamylosen zu erzwingen, beschreiben Pringsheim u. Müller 1922 Zeitschr. f. physiol. Chemie **18** 236. Ueber Zuckeraufnahme und Stärkebildung in Pollen: Tischler 1917 Zeitschr. f. Bot. **9** 417.

Pflanzen eine verschieden hohe [80]). Die genannten und andere Autoren zeigten ferner, daß außer Dextrose und Lävulose, die bei sehr vielen Pflanzen eine Stärkebildung hervorbrachten, auch andere Kohlehydrate (Mannose, Galaktose, Saccharose), ja sogar Alkohole, wie Glyzerin, Mannit, Erythrit, Adonit, Sorbit (wenigstens bei gewissen Pflanzen) in gleichem Sinne wirken. Gerade der Umstand, daß Glyzerin bei sehr vielen Pflanzen in Stärke umgewandelt werden kann, zeigt uns auf das deutlichste, daß man aus diesem Erfolg keine Schlüsse rückwärts ziehen kann in dem Sinne, daß alle zur Stärkebildung verwendbaren Stoffe nun auch bei der CO_2-Zerlegung entstehen müßten; denn für Glyzerin ist noch nie eine Bildung im Assimilationsprozeß sichergestellt worden. Sofern also lösliche Kohlehydrate vor dem Auftreten von Stärke nachweisbar sind, wird man jene als erste nachweisbare Assimilationsprodukte bezeichnen. Falls das nicht der Fall ist, bleibt vorläufig nichts übrig als die Stärke so zu nennen.

Formaldehydhypothese. Man hat sich an dem Befund, daß zunächst Kohlehydrate [81]) entstehen, nicht genügen lassen, gewiß mit Recht wies man auf den komplizierten Bau dieser Stoffe hin und suchte nach einem einfacheren Körper, der zuerst entsteht. Die Bestrebungen [82]), das erste Assimilationsprodukt zu finden, gehen bis auf Liebig (1843) zurück, der eine stufenweise Reduktion der Kohlensäure annahm, die über organische Säuren (Oxalsäure usw.) zur Bildung der Kohlehydrate führen sollte. Berthelot (1869) nahm im Gegensatz dazu sprungweise Reduktion an: aus Kohlendioxyd entstehe Kohlenoxyd, aus Wasser Wasserstoff und diese beiden treten zur Gruppe CH_2O zusammen, in der, worauf zuerst Boussingault hinwies, die drei Elemente im selben Verhältnis wie im Traubenzucker gegeben sind. Es folgte die altberühmte Formaldehydhypothese Baeyers (1870). Da der

80) Die Frage ist deshalb kompliziert, weil nicht feststeht, ob diese spezifisch verschiedene Konzentration des Zuckers in der gesamten Zelle, im Protoplasma, oder nur in dem Chlorophyllkorn vorhanden sein muß, damit Stärke sich bildet. Letzteres kann nur dann der Fall sein, wenn die Grenzschicht zwischen Chloroplasten und Protoplasma semipermeablen Charakter besitzt. Weitere Komplikationen entstehen da, wo Pyrenoide vorliegen. Interessante, aber lediglich theoretische Ausführungen über diese Fragen bringt Lundegårdh (1914 Jahrb. wiss. Bot. **53** 421), einen schönen Anlauf zur experimentellen Behandlung des Problems macht Schroeder mit der S. 187 genannten Beobachtung lokalisierter Stärkebildung in partiell belichteten Zellen. — Sodann ist zu bedenken, daß sich eben gebildete, vielleicht noch kaum nachweisbare Stärke in lösliche Kohlehydrate umwandeln könnte, solche brauchen also keineswegs immer Vorstufen der Stärke zu sein. Wichtig ist der Befund von Schroeder und Horn (S. 195), daß bei Wasserverlust der Blätter sich Stärke in Rohrzucker umwandelt. Hiernach muß man entweder annehmen, daß die Grenzkonzentration des gesamten Zuckers, die Stärkebildung bedingt, sich mit dem Wassergehalt des Blattes ändert, oder aber daß nicht die Konzentration des Gesamtzuckers, sondern die der Hexosen allein für die Stärkebildung maßgebend ist.

81) Die früher als Grana bezeichneten (vgl. auch S. 176) ölähnlichen Einschlüsse der Chloroplasten nennt Meyer (1917 Ber. Bot. Ges. **35** 586 u. 674; 1918 **36** 5 u. 225) jetzt Assimilationssekret. Sie sollen während der Assimilation entstehen, sind jedenfalls kein fettes Oel, vielleicht bestehen sie zum Teil aus Aldehyden (Hexylenaldehyd usw.). Falls wirklich außer Kohlehydraten noch etwas Assimilationssekret ständiges Nebenprodukt der Assimilation sein sollte, müßte der Assimilationsquotient etwas größer als 1 sein. Vielleicht aber würde nach Schroeder die Abweichung von 1 innerhalb die Fehlergrenzen der Methode zur Bestimmung des Quotienten fallen. Auch Tropfen in den Mesophyllzellen immergrüner Blätter, die man früher als fettes Oel ansprach, sollen keines sein. Danach wäre jedenfalls Oel als Assimilationsprodukt in Blättern höherer Pflanzen bislang nicht nachgewiesen. — Ueber Fukosan, das ein Abfallstoff bei der Assimilation von Braunalgen sein soll vgl. Kylin 1918 l. c. **76** 10.

82) Nach Schroeder 1917 Hypothesen über den chemischen Vorgang bei der CO_2-Assimilation. Jena. Baeyers Formaldehydhypothese wurde publiziert: 1870 Ber. Chem. Ges. **3** 68.

Blutfarbstoff Kohlenoxyd zu binden vermag, vermutete er vom Chlorophyll dasselbe. Unter dem Einfluß des Lichtes sollte sich Kohlensäure in Kohlenoxyd und Sauerstoff zersetzen. Das Chlorophyll sollte sich, wie das Hämoglobin mit Kohlenoxyd verbinden und dies dann unter Aufnahme von Wasserstoff in Formaldehyd übergehen. Die Analogie des Chlorophylls mit dem Blutfarbstoff wird man heute nicht mehr gelten lassen[83]), auch ist nicht wahrscheinlich, daß Kohlenoxyd als Zwischenprodukt auftritt, weil die Pflanze dies nicht zu verarbeiten vermag[84]).

Erlenmeyers Schema geht über Ameisensäure: $H_2CO_3 + H_2O = CH_2O_2 + H_2O_2$; $H_2O_2 = H_2O + O$; $CH_2O_2 + H_2O = CH_2O + H_2O_2$; $H_2O_2 = H_2O + O$. Seitdem schwindet die Ameisensäure nicht mehr aus der Diskussion bis in die neueste Zeit[85]). Auch tritt hier zum erstenmal in der Geschichte dieser Spekulationen Hydroperoxyd H_2O_2 auf. Bei Bach sodann, der auch Anhänger der Formaldehydhypothese ist, findet sich zum erstenmal eine Perkohlensäure: aus 3 Mol. Kohlensäure soll 1 Mol. Formaldehyd und 2 Mol. Perkohlensäure CH_2O_4 hervorgehen, die in CO_2, O_2, H_2O zerfallen. Baurs[86]) Anschauungen, die, wie Schroeder[82]) sagt, eine Vermittung zwischen Liebig und Baeyer vorstellen, sind kurz folgende: Kohlensäure geht über Oxal- und Ameisensäure in die einfachste Alkoholsäure, nämlich Glykolsäure über, die dann zu Formaldehyd wird oder direkt zu Synthesen von Zucker oder Aepfel-, Zitronensäure dient. — Schon mehrere der genannten Forscher, sowie mehrere andere, über die Schroeder berichtet, müssen mit dem Eingreifen von freiem Wasserstoff rechnen. Dieser soll entweder durch Spaltung von Wasser mittels Sonnenenergie entstehen, oder aus organischen Stoffen stammen.

Wenn dann auf die eine oder andere Weise Formaldehyd entstanden ist, so steht der Synthese dieses Stoffes zu Zucker keine Schwierigkeit entgegen. Es haben schon Butlerow und Löw[87]) mit Hilfe von Basen eine solche Kondensation ausgeführt, wobei die sog. Formose, ein Gemisch von Zuckern der Zusammensetzung $C_6H_{12}O_6$ erhalten wurde. In neuerer Zeit ist auch noch in anderer Weise eine solche Synthese ausgeführt worden[88]). Die einen Forscher nehmen an, daß sich Formaldehydmoleküle alsbald zu 6-gliedrigen C-Ketten oder, falls Pentosen entstehen, zu 5-gliedrigen zusammenschließen, andere nehmen Entstehung von Triosen (Glyzerinaldehyd, Dioxyaceton) an, die sich zu Zucker (Glyzerose) kondensieren könnten, auch Glykolaldehyd wird als Zwischenprodukt angenommen, und endlich könnte Glyzerin intermediär entstehen, da dies bei Oxydation Triosen liefert, die Hexosen bilden könnten.

Das Bedenken, daß Formaldehyd giftig ist, spricht nicht gegen die CH_2O-Hypothese. Die Giftigkeit scheint übertrieben worden zu sein; gasförmiges Formaldehyd wirkt insbesondere auf chlorophyllhaltige Organe nicht sehr schädlich. Außerdem hat Bokorny[89]) im Dunkeln bei Spirogyra auf Kosten von Formaldehyd Stärke entstehen sehen, während Grafe[89]) bei Phaseolus Zucker fand (hier soll Formaldehyd gerade die Stärkebildung hemmen).

Für die Annahme, daß Formaldehyd das erste Assimilationsprodukt ist, spricht tatsächlich vielerlei. Unter anderem der Befund, daß unter dem Einfluß stiller elektrischer Entladungen oder einer an ultravioletten Strahlen reichen Energiequelle, auch durch Radiumemanationen, Kohlendioxyd zu Formaldehyd reduziert werden kann, und man braucht nur eine Verschiebung der spektralen Empfindlichkeit der Reaktion innerhalb der grünen Zelle, etwa durch das Chlorophyll anzunehmen, um zu einer solchen Reduktion auch durch sichtbare Strahlung zu gelangen[90]). Man hat vielfach auch versucht, den Formaldehyd direkt als

83) Willstätter u. Stoll 1913 S. 44 zit. in Anm. 34.

84) Auch Löb (1908 Landwirtsch. Jahrb. **35** 541) nimmt CO als Zwischenprodukt an:

$$2\,CO_2 = 2\,CO + O_2$$
$$CO + H_2O = CO_2 + H_2 \text{ (Wasserspaltung)}$$
$$CO + H_2 = CH_2O.$$

85) Hofmann 1918 Ber. Chem. Ges. **51** 1389, 1398.

86) 1913 Naturwissensch. **1** 474.

87) 4886 Journ. f. prakt. Chemie **34** 51 (1886 Bot. Ztg. **44** 849).

88) Vgl. Grafe 1911 Biochem. Zeitschr. **32** 114. Weiteres bei Schroeder; vgl. auch Janert 1922 Bot. Archiv **1** 155.

89) Bokorny 1911 Biochem. Zeitschr. **36** 84. Die Stärkebildung erfolgte in 0,001-proz. Formaldehyd; 0,005 Proz. ist noch giftig. Grafe 1911 Biochem. Zeitschr. **32** 114.

90) Vgl. hierzu den folgenden Passus aus einer Arbeit von Schaum: Ob das System CO_2, H_2O im eigenen ultravioletten Resonanzgebiet zu einer photochemischen Umwandlung in eine peroxydartige Verbindung befähigt ist, und das Chlorophyll nur sensibilisierend die spektrale Empfindlichkeit der Reaktion verschiebt, müssen

Assimilationsprodukt nachzuweisen, aber alle Versuche in dieser Richtung sind mißlungen. Wo man Formaldehyd gefunden hat, fehlte jeglicher Nachweis, daß er bei der Kohlensäureassimilation entstanden war, und wo man glaubte, ihn in Blättern als Folge des Assimilationsprozesses nachgewiesen zu haben, ist man unzuverlässigen Reagentien zum Opfer gefallen[91]). Andererseits kann man sagen, daß solche negative Befunde keineswegs geeignet sind, nun die Formaldehydhypothese zu stürzen, da dieser Stoff alsbald, sozusagen in statu nascendi, weiter verarbeitet werden könnte, so daß er sich dem Nachweis entziehen muß.

Auch neuere Forscher gelangen vielfach zu einer Bestätigung der Formaldehydhypothese, allen voran WILLSTÄTTER, der von den folgenden Ueberlegungen ausgeht: Der Assimilationsquotient, $\frac{O_2}{CO_2}$ (vgl. S. 172) ist von der Zusammensetzung der normalen Endprodukte der Assimilation abhängig, und falls in diesen das Verhältnis von Wasserstoff zu Sauerstoff, d. h. der Reduktionsgrad so ist, wie in den Kohlehydraten, so muß er gleich 1 sein. Aus der Tatsache, daß dem so ist, hat man ja auf Kohlehydrate als normale Endprodukte schließen können. Gelingt es nun aber, durch experimentelle Eingriffe zu erreichen, daß der normale Gehalt an Zwischenprodukten sich ändert, daß sich z. B. solche in großer Menge auf Kosten der Endprodukte ansammeln, so wird dadurch der Quotient ebenfalls nicht beeinflußt werden, wenn auch die fraglichen Zwischenprodukte den Reduktionsgrad der Kohlehydrate haben, wie z. B. Formaldehyd, anderenfalls aber, falls es sich um Säuren handelt, wird ihre Anhäufung sich in der Aenderung des Quotienten geltend machen müssen. Nun gelang es unter keinen Umständen, eine Anderung des Quotienten zu erzwingen, zumal auch nicht bei stärkster „Belastung“, des Assimilationsapparates, so z. B. in Versuchen von vielstündiger Dauer bei 45 000 Lux Belichtung und starker Kohlensäureversorgung, wobei man am ehesten auf starke Ansammlung von Zwischenprodukten rechnen kann. WILLSTÄTTER schließt daraus, daß die „Kohlensäure desoxydiert wird zur Reduktionsstufe des Kohlenstoffes selbst, d. h. zur Formaldehydstufe“, und zwar aller Voraussicht nach zu Formaldehyd selbst. (Kritik bei SCHROEDER Anm. 58.)

Im einzelnen hat sich dann WILLSTÄTTER auf Grund seines reichen experimentellen Materials folgende Vorstellung gebildet:

Chlorophyllkohlensäureverbindung. Die Kohlensäure lagert sich dem Chlorophyll in den Chromatophoren an. Die Annahme einer solchen Chlorophyllkohlensäureverbindung[92]) gründet sich auf die Beobachtung, daß wässerige, d. h. kolloidale Chlorophyllösungen mit Kohlensäure eine solche Verbindung eingehen. Die Verbindung des Chlorophylls mit der Kohlensäure soll durch das Mg-Atom vermittelt werden. Nun soll die Lichtenergie eine Umlagerung der Atome in dieser Verbindung bewirken, derart, daß eine isomere peroxydische Verbindung entsteht, geeignet zum freiwilligen Zerfall, und es soll dann unter der Mitwirkung eines Katalysators, auf den wir noch zu sprechen kommen, sich Formaldehyd unter Rückbildung des Chlorophylls abspalten. Ob nun direkt sich Formaldehyd bildet oder zuerst Ameisensäure als Zwischenglied, jedenfalls wird ein solches, falls es entsteht, nicht frei, sondern erst, wenn aus einem Mol Kohlendioxyd der gesamte Sauerstoff entbunden ist, wird das Chlorophyll für die Aufnahme und Umformung eines neuen Mols. Kohlensäure disponibel — das ergibt sich, wie schon erwähnt, aus der Konstanz des Assimilationsquotienten.

Wir gehen zu weiteren Anschauungen über, die auch die Fluoreszenz des Chlorophylls mit in Rücksicht ziehen, und halten uns dabei im wesentlichen an die Arbeiten KURT NOACKS[93]), wo andere Literatur nachzusehen ist.

Photodynamik. Als „Lichtkatalysatoren“ oder als photodynamisch wirksame Stoffe bezeichnet man solche, die strahlende in chemische Energie umformen,

---

besondere Versuche entscheiden. Wahrscheinlicher ist die Annahme, daß der Kohlensäurekomplex durch die Anlagerung an die Chlorphyllmolekel eine derartige Beeinflussung der Elektrovalenzfelder erfährt, daß er jene spezifische Lichtwirkung erleiden kann (1918 Ber. Chem. Ges. **51** 1372). Zit. nach SCHROEDER Anm. 58. Vgl. TSWETT 1911 Zeitschr. f. physik. Chemie **76** 413.

91) Literatur bei SCHROEDER l. c. und WILLSTÄTTER u. STOLL 1918 l. c. Nach SPÖHR (1913 Biochem. Zeitschr. **57** 95) entsteht im Pflanzenkörper Formaldehyd „photolytisch“, d. h. bei Belichtung aus den verschiedensten organischen Säuren.

92) Eine Chlorophyllkohlensäureverbindung hatten auch HOPPE-SEYLER (1879) und HANSEN (1888 Arb. Bot. Inst. Würzburg 3) vermutet.

93) NOACK 1920 Zeitschr. f. Bot. **12** 273. Vgl. auch METZNER 1919 Biochem. Zeitschr. **100** 33.

und bei Beleuchtung ihrer mit lebenden Zellen beschickten Lösungen diese schädigen oder töten, jedenfalls imstande sind, bestimmte physiologische Wirkungen auszulösen, z. B. Atmungsfarbstoffe zu oxydieren (vgl. Kap. 16), Protoplasmaströmungen zu hemmen usw., während im Dunkeln solche Wirkungen ausbleiben oder eventuell nur bei viel stärkeren Konzentrationen sich geltend machen. Hierher gehören einmal fluoreszierende organische Farbstoffe, sodann Schwermetallsalze, und beider Wirksamkeit beruht auf Sauerstoffübertragung. Es war nun chemischerseits schon festgestellt worden, daß bei der Belichtung fluoreszierender Farbstofflösungen eine Peroxydbildung stattfindet, und NOACK konnte weiter ermitteln, daß eben diese Peroxydbildung und dann folgende Sauerstoffübertragung des Peroxydsauerstoffes die photodynamische Wirksamkeit bedingt — während bei metallischen Katalysatoren keine Peroxydbildung statthat und sich nach NOACK auch nicht die charakteristischen physiologischen Wirkungen erzielen lassen, wie mit den fluoreszierenden Farbstoffen. Wir können uns auf die große Frage nach der Photodynamik an dieser Stelle nicht weiter einlassen, sondern wenden uns gleich der Frage, die schon HAUSMANN, GICKLHORN[94]) und andere Forscher aufgeworfen hatten, zu, inwieweit etwa die Rolle des fluoreszierenden Farbstoffes Chlorophyll ebenfalls eine photodynamische zu nennen sei.

NOACK hat sich nun unter Hinweis auf ähnliche Anschauungen von WOKER, auf die wir aber wegen des Mangels jeglichen experimentellen Beweismaterials nicht eingehen wollen, die Ansicht gebildet, daß auch das Chlorophyll im Licht unter Sauerstoffaufnahme ein Peroxyd werde, das dann, indem es selbst reduziert wird, auch seinerseits als Reduktionsmittel auf die Kohlensäure wirke, die dadurch in eine kondensationsfähige Gruppe H_2CO übergeführt werde. Die Hälfte des Sauerstoffes, der bei der Wirkung von Chlorophyllperoxyd auf Kohlensäure frei wird, entweicht, die andere bewirkt die Bildung von neuem Chlorophyllperoxyd, worauf der Vorgang weiter geht.

NOACK beruft sich hierfür auf den Befund von WISLICENUS, daß Kaliumbikarbonat durch Wasserstoffsuperoxyd reduziert wird zu Kaliumformiat. Lange bekannt ist es ja, daß Wasserstoffsuperoxyd auf Mangani- und Ferrisalze, ferner auf Superoxyde unter Sauerstoffentbindung und eigener Reduktion reduzierend wirken kann.

Später formuliert dann NOACK seine Auffassung noch etwas schärfer, indem er diese ersten Phasen der Kohlensäureassimilation in mehrere Vorgänge zerlegt: 1) den sog. photochemischen Primärvorgang, d. h. Umformung des Chlorophylls unter Sauerstoffaufnahme in ein Peroxyd; 2) die sog. Akzeptorbildung, d. h. ohne Lichtzufuhr erfolgende peroxydische Umwandlung der Kohlensäure, und endlich 3) die Sekundärreaktion, d. h. gegenseitige Reduktion beider Peroxyde unter Bildung der kondensationsfähigen Gruppe H_2CO.

Blackmansche Reaktion. Eine scharfe Scheidung der Vorgänge bei den ersten Stadien der Assimilation in solche, bei denen das Licht Arbeit leistet, und solche, die ohne wesentliche Wärmetönung verlaufen, ist nun auch für WARBURGS Anschauungen kennzeichnend[95]). Die Kohlensäure ist als solche nicht reaktionsfähig[96]), sondern wird erst in eine reaktionsfähige, übrigens unbekannte Form, in einen „Akzeptor" übergeführt, durch die sog. BLACKMANsche Reaktion, und in dieser Form adsorbiert an den Grenzschichten zwischen den gefärbten Bestandteilen der Chlorophyllkörner und ihrer ungefärbten hydroiden Phase. Dies ist ein im Dunkeln und langsam verlaufender chemischer Primärvorgang, der etwa der Akzeptorbildung NOACKS entspricht. Als photochemischer Primärvorgang wäre zu bewerten die

94) 1914 Sitzungsber. Akad. Wissensch. Wien, math.-nat. Kl. **123** I 1221.

95) 1919 Biochem. Zeitschr. **100** 230; 1920 **103** 188. 1921 Naturwiss. 354. [Interessant ist folgender Beleg: Bei hoher Intensität der Belichtung und starker CO_2-Zufuhr leistet in einem bestimmten Zeitabschnitt kontinuierliche Beleuchtung dasselbe, wie intermittierende bei hoher Wechselzahl (8000 pro Minute); d. h. während der Dunkelperiode hat sich Akzeptor angehäuft. WARBURG 1919 Biochem. Zeitschr. **100** 262.] Die WARBURGschen Ergebnisse entstammen Versuchen mit Reinkulturen der einzelligen Alge Chlorella in Nährsalzlösungen. Die Assimilationsgröße wurde an der Druckänderung im Kulturkolben über der Nährlösung gemessen; die Druckänderung erfolgt durch die Verschiedenheit der Absorptionskoeffizienten von O_2 und CO_2 in den Nährlösungen, falls CO_2 als Kohlensäurequelle dient. — Dienen Karbonat-Bikarbonatgemische der Kohlensäurezufuhr, so ist der Partialdruck des CO_2 annähernd konstant und Druckänderungen nur auf das Konto von Aenderung des O_2-Partialdrucks zu setzen.

96) WILLSTÄTTER hatte die Frage offen gelassen, ob Kohlensäure selbst oder ein Derivat in Reaktion mit Chlorophyll tritt.

Aufnahme der Lichtenergie durch das Chlorophyll, und sekundär schließt sich dann die Uebertragung dieser Energie auf die an den Grenzschichten adsorbierte reaktionsfähige Kohlensäure an; hier leistet das Licht chemische Arbeit, indem es Umlagerungen im Kohlensäuremolekül, durch welche aus diesem eine kondensationsfähige Gruppe gebildet wird, bedingt. Da es sich um Grenzschichtenreaktionen handelt, in Chlorophyllösungen außerhalb der Zelle aber solche Grenzschichten fehlen, ist es ohne weiteres begreiflich, daß Kohlensäurereduktion durch Chlorophyllösungen außerhalb der Zelle nie nachgewiesen werden konnte.

Hieraus ergeben sich interessante Konsequenzen: Auch chemisch indifferente Körper müssen durch Verdrängung des adsorbierten Kohlensäurederivates von den Grenzflächen die Assimilation hemmen, und zwar werden dann die Hemmungen bei gleicher Konzentration der untersuchten Stoffe im Verhältnis der Adsorptionskonstanten zunehmen. Für verschiedene Urethane konnte tatsächlich nachgewiesen werden, daß diejenigen bei gleicher Konzentration am stärksten hemmen, die die höchsten Adsorptionskonstanten haben. Auch andere Narkotika hemmen umsomehr, je stärker sie die Oberfläche, an der die Reduktion der Kohlensäure stattfindet, blockieren. Ganz anders wirkt z. B. die Blausäure, die nur schwach adsorbiert wird, aber in sehr geringer Konzentration $\left(\frac{1}{20\,000}\text{ Mol}\right)$ die Assimilation gewaltig hemmt. Falls sie auch durch Oberflächenwirkung hemmen würde, könnte sie bei ihrer niedrigen Adsorptionskonstante erst bei 1000mal so starker Konzentration die gleiche Hemmung auslösen; für sie nimmt WARBURG an, daß sie Schwermetalle, und zwar Eisen, die für die BLACKMANsche Reaktion notwendig sind, ohne die also nach der Annahme WARBURGs die Ueberführung der Kohlensäure in reaktionsfähige Form unterbleiben muß, in unwirksame Komplexverbindungen überführt. — Diese Senkung der Assimilation durch Blausäure ist nur dann zu beobachten, wenn die Assimilationsbedingungen solche sind, daß ohne Blausäure die Assimilation die gleichzeitig stattfindende Atmung überwiegt. Wird aber z. B. das Licht so schwach gewählt, daß die Assimilation die Atmung an Intensität nicht erreicht, so wird die Assimilation durch Blausäure nicht gedrückt. WARBURG folgert daraus, daß nicht die Atmungskohlensäure, die ohne Assimilation als solche nach außen gehen würde, sondern ein Vorprodukt von ihr, das gleich in adsorbierbarer Form vorliegt, für Assimilationszwecke Verwendung findet. In diesem Fall ist also die BLACKMANsche Reaktion, die durch Blausäure hemmbar ist, nicht erst nötig und Blausäure schadet dann nicht. Mit anderen Worten: Blausäure hemmt die Assimilation dadurch, daß sie die Ueberführung der Kohlensäure in reaktionsfähige Form hemmt, nicht aber dadurch, daß sie den Vorgang, bei dem chemische Arbeit geleistet wird, schädigend beeinflußt. — In biologischer Hinsicht wichtig ist auch der Versuch WARBURGs, die bekannte Hemmung der Assimilation durch Zuckerzufuhr zur Zelle damit zu erklären, daß auch Zucker die Grenzschichten der Chloroplasten belegt und so die Menge reaktionsfähiger Kohlensäure herabdrückt (S. 210).

Es seien nun noch folgende theoretisch besonders wichtige Schlüsse unseres Autors fast wörtlich wiedergegeben: „Die bei der Lichtabsorption aufgenommene Energie steht einem Molekül nur für kurze Zeit in frei verwandelbarer Form zur Verfügung. Die sog. Lebensdauer eines Moleküls schätzt man im allgemeinen auf 10^{-8} Sekunden. Trifft ein Chlorophyllmolekül nicht in dieser kurzen Zeit auf ein Kohlensäuremolekül, so ist die absorbierte Strahlungsenergie für chemische Arbeitsleistung verloren. Soll also die absorbierte Energie vollkommen ausgenützt werden, so darf kein Teil der Oberfläche länger als 10^{-8} Sekunden mit einem anderen Stoff bedeckt sein als mit Kohlensäure, welche Bedingung natürlich niemals erfüllt ist“ [97]).

97) WARBURG 1922 Zeitschr. f. physik. Chemie **102** 235. Auf die Arbeit von OSTERHOUT u. HAAS (1918 Journ. of gen. Physiol. **1** 1) kann nur kurz hingewiesen werden. Aus der Beobachtung, daß verdunkelt gewesene Pflanzen nach Einsetzen von Belichtung ihre Assimilation allmählich ansteigen lassen, bis ein Höchstbetrag erreicht ist, wird geschlossen, daß das Licht einen Katalysator entstehen läßt, oder aber daß durch Belichtung Chlorophyll in einen aktiven Zustand versetzt wird. — Auch WARBURG wies eine „photochemische Induktion“ nach; bei hoher Lichtintensität (10 000 — 20 000 Lux) leistet die Pflanze nach hinreichend langen Dunkelperioden, z. B. beim Wechsel von 1 Hellminute und 5 Dunkelminuten, in einer Hellminute weniger als bei dauernder Lichtwirkung in derselben Zeit. Das Maximum der hemmenden Wirkung (das Dunkelgleichgewicht) ist bereits nach einer Verdunkelung von 5 Minuten erreicht. Näheres: 1919 Biochem. Zeitschr. **100** 230.

Blatthälftenmethode. Wir beschränken uns nunmehr in der Folge auf die tatsächlich gefundenen Assimilationsprodukte, die Kohlehydrate. Dann können wir aber die Einsicht in die stattfindenden Prozesse doch noch erheblich vertiefen, wenn wir von den auf S. 186 ff. behandelten qualitativen Untersuchungen zu den quantitativen fortschreiten. Sie nahmen ihren Anfang mit den Forschungen von Julius Sachs[98]), der schon durch Einführung der Jodprobe eine ungefähre quantitative Schätzung der Assimilate ermöglicht hatte. Er entnahm gut entwickelten Laubblättern besonders großblätteriger, im Freien stehender Pflanzen (Helianthus, Cucurbita, Rheum) am frühen Morgen die eine Längshälfte und schnitt aus dieser, unter Vermeidung von stärkeren Nebenrippen, genau bemessene Flächenstücke von 50–100 qcm, im ganzen etwa 500 qcm heraus, deren Trockengewicht bestimmt wurde. Am Abend wurden von der anderen Längshälfte, die inzwischen an der Pflanze verblieben war und assimiliert hatte, entsprechende Flächen in gleicher Weise behandelt. In allen Fällen ergab sich eine beträchtliche Zunahme des Trockengewichtes, die, auf das Quadratmeter und die Stunde reduziert, folgende Werte hatte: Helianthus 0,914 g; Cucurbita 0,680 g; Rheum 0,652 g.

Diese Zahlen geben aber aus zwei Gründen nur einen Bruchteil der wirklich gebildeten Assimilate. Denn einmal erleiden alle Pflanzenteile durch die der CO_2-Assimilation entgegenwirkende Atmung Verluste an organischer Substanz, außerdem aber findet auch eine beträchtliche Auswanderung gelöster Kohlehydrate in den Stamm statt.

Wir können hier nicht besprechen, wie Sachs einen Maßstab für die Größe dieser Verluste gefunden hat, und erwähnen nur, daß Helianthus pro Stunde und Quadratmeter 1,7—1,88 g, Cucurbita 1,5 g Trockengewicht bildet. Auf Grund dieser Zahlen berechnet dann Sachs, daß an einem warmen und klaren Sommertag eine kräftige Sonnenblume 36 g, eine Kürbispflanze sogar 185 g Trockensubstanz bilden kann. Auch Arno Müller[99]) hat mit der gleichen Methode Bestimmungen über die Assimilationsgröße verschiedener Blätter gemacht und ist zu folgenden Werten gelangt:

Kohlehydrate, gebildet pro Stunde und pro Quadratmeter in Gramm:

Stärkeblätter:	Nymphaea	Rumex	Petasites	Helianthus	Nicotiana
	2,373	2,215	2,045	1,823	1,378

Zuckerblätter:	Tulipa	Arum	Colchicum	Allium
	1,267	1,004	1,217	1,193

Der Wert für Helianthus stimmt recht gut mit dem Sachsschen für die gleiche Pflanze überein. Andere Pflanzen haben aber auch erheblich größere Assimilationsleistungen aufzuweisen, während bei den in der zweiten Zeile aufgeführten Blättern die Assimilation um ein Beträchtliches niedriger ist als bei Helianthus. Diese vier Pflanzen besitzen aber sogenannte Zuckerblätter (vgl. S. 188), denn sie bilden unter gewöhnlichen Verhältnissen keine Stärke. Wie es scheint, ist die Assimilation in Stärkeblättern größer als in Zuckerblättern (Ausnahme: Musa, nach Kylin Anm. 111).

Die Erwähnung der „Stärke"- und der „Zuckerblätter" legt es nun nahe, die bei der Assimilation auftretenden Kohlehydrate, von deren Qualität früher gesprochen wurde, auch quantitativ zu verfolgen. In der Sachsschen Abhandlung ist stets nur von der „Stärkebildung" die Rede, weil man damals noch annahm, daß alle Assimilate in Gestalt von Stärke deponiert würden. Zehn Jahre später haben Brown und Morris[100]) mit der „Blatthälftenmethode" die Sachs-

98) J. Sachs 1884 Arb. Würzburg **31**. Bei kritischer Nachuntersuchung hat Thoday (1910 Proc. Roy. Soc. B **82** 421) die Werte von Sachs bestätigen können.
99) A. Müller 1904 Jahrb. wiss. Bot. **40** 443.
100) Brown and Morris 1893 Journ. of the chem. Soc. Transact. **63** 604.

schen Versuche wiederholt und im wesentlichen bestätigt, wenn sie auch kleinere Zahlen bekamen. Sie haben aber auch gezeigt, daß nur ein Bruchteil der Assimilate in Form von Stärke gefunden wird: in einem Fall z. B. ergab sich für Helianthus pro Quadratmeter in 12 Stunden eine Gewichtszunahme von 8,5 g, außerdem waren 4 g schon weggeleitet; aber von diesen 8,5 g waren nur 1,4 g Stärke, alles übrige Zucker.

Ein solches Ergebnis ließ sich nach den mitgeteilten Befunden von A. Meyer, sowie mehreren in der Zwischenzeit erschienenen Arbeiten erwarten; wichtiger sind deshalb die Studien derselben Forscher über die Natur der auftretenden Zucker, zu denen sie hauptsächlich die Blätter von Tropaeolum benutzten [101]).

Hiernach lassen sich die auftretenden Kohlehydrate in 2 Gruppen von verschiedenem Verhalten bringen: 1) solche, die während der Assimilation am Licht zunehmen: Rohr- und Malzzucker und Stärke; 2) solche, die in der Dunkelheit zunehmen: Glukose und Fruktose.

Aus diesen Ergebnissen schließen unsere Forscher, daß nicht, wie man wohl vermuten sollte, bei der Assimilation als erste lösliche Zucker Hexosen gebildet und dann zu Stärke kondensiert werden, denn eben diejenige Hexose, an die man zuerst denken würde, die Glukose, kann ganz fehlen; vielmehr fassen sie den quantitativ überwiegenden Rohrzucker als den ersten bei der Assimilation sich bildenden Zucker auf, der das Ausgangsmaterial für Stärke sein soll. Maltose soll, wo sie auftritt, Abbauprodukt der Stärke sein [102]), und desgleichen sollen die Hexosen, wo sie sich finden, als Abbauprodukte komplizierterer Kohlehydrate anzusprechen sein.

Auch manche andere Arbeiten ergeben, daß bei lebhafter Assimilation sich nicht etwa Hexosen, sondern Rohrzucker ansammelt, das fand u. a. Girard [103]) für Rübenblätter, wo im Licht der Rohrzuckergehalt zu-, im Dunkeln abnimmt. Und auch Gast [104]) kam bei ihren Studien, in denen sie Blätter verschiedener Pflanzen, solcher, die viel und anderer, die wenig Stärke bilden, untersuchte, zu ganz konformen Resultaten. Der Stärkegehalt, sei es nun daß er, wie bei Tropaeolum, hoch, sei es daß er, wie bei Musa, geringfügig war, ging nachts, wie zu erwarten, immer zurück, desgleichen aber auch der Rohrzuckergehalt. Unter den Zuckern war Rohrzucker fast immer vorherrschend, sein Gehalt machte am Tag nie weniger als die Hälfte des Gesamtzuckers aus. Maltose war nur in geringer Menge nachzuweisen, desgleichen trat Glukose stark zurück und betrug bei Musa, die relativ am meisten führte, nur etwa $^1/_5$ des Gesamtzuckers zur Zeit der lebhaftesten Assimilation. Fruktose pflegte in größerer Menge als Glukose nachweisbar zu sein. Die Verfasserin schließt, daß keinerlei Beweis dafür vorliegt, daß die genannten Hexosen als Vorstufen der Stärke sich finden. Sollten sie, was gleichwohl möglich, doch die ersten bei der Assimilation auftretenden Zucker sein, so müßten sie so schnell verarbeitet werden zu Stärke, daß sie sich der Analyse entziehen. Der erste analytisch faßbare, zu Zeiten der stärksten Assimilation weit überwiegende Zucker war jedenfalls auch hier der Rohrzucker; wie Stärke entsteht, wird ausdrücklich offen gelassen, und die Brown-Morrissche Annahme, daß sie sich aus Rohrzucker bilde, als unbewiesen hingestellt.

Neue Gesichtspunkte trugen neuerdings Schroeder und Horn [105]) in diese Fragen hinein. Wir müssen einen Augenblick ausholen: Neger [106]) hatte gefunden, daß die Stärke beim Welken der Blätter schwindet. Auch Rywosch [107]) hatte in trockener Luft Stärkeschwund gefunden und daraus auf rasche Ableitung ihrer Abbauprodukte geschlossen. Molisch [108]) hatte beobachtet, daß stärkereiche Blätter, im feuchten Raum aufgehoben, ihre Stärke nicht vollständig einbüßten, während

101) Zur Methodik solcher Bestimmungen vgl. Horn 1923 Bot. Arch. **3** 137.

102) Vgl. dazu die Kritik von Davis, Daish u. Sawyer 1916 Ref. Bot. Cbl. **132** 60.

103) 1887 Compt. rend. **99** 1305; vgl. noch Ruhland 1912 Jahrb. wiss. Bot. **50** 200; Perrey 1882 Compt. rend. **94** 1124.

104) 1917 Zeitschr. f. physiol. Chemie **99** 1.

105) 1922 Biochem. Zeitschr. **130** 165; 1923 Bot. Archiv **3** 137.

106) 1915 Naturwiss. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtschaft **13** 370.

107) Rywosch 1908 Bot. Ztg. **66** I 111.

108) Molisch 1921 Ber. Bot. Ges. **39** 339. Hier auch Literatur über Untersuchung des Stärkestoffwechsels der Blätter im tropischen Urwald.

sie in trockener Luft über Nacht ganz stärkefrei wurden. Da MOLISCH mit abgeschnittenen Blättern arbeitete, konnte es sich dabei nicht um gehemmte Abwanderung der Spaltungsprodukte der Stärke handeln, vielmehr um eine je nach der Feuchtigkeit mehr oder minder starke Umwandlung in lösliche Produkte, deren Natur nicht ermittelt wurde.

Auch LUNDEGÅRDH[109]) hatte gefunden, daß beim Welken verschiedener Objekte, z. B. auch Moosblätter, Stärke schwindet, und daraus geschlossen, daß sie verzuckert wird.

Vielleicht hängt auch die interessante, von URSPRUNG[110]) sogenannte Solarisation, die Erscheinung, daß bei dauernder starker Belichtung eines Blattes die Stärkebildung nach einiger Zeit, etwa nach 4—5 Stunden, aufhört und die gebildete Stärke allmählich wieder verschwindet, nicht lediglich, wie URSPRUNG glaubte, mit einer Inaktivierung der Chloroplasten infolge der Dauerbelichtung, sondern auch mit der Abnahme des Wassergehaltes der Blätter zusammen.

Kehren wir nun zu den Untersuchungen von SCHROEDER und HORN zurück, so konnten auch diese Autoren zunächst den Stärkeschwund aus welkenden Blättern beobachten, lieferten ferner aber die Erklärung dafür, indem sie sicherstellten, daß er auf einer Verzuckerung beruhe, und zwar derart, daß ganz unabhängig vom Gehalt des Blattes an Hexosen, der Rohrzucker unter Verwertung der Stärke als Ausgangsmaterial bei sinkendem Wassergehalt zunimmt. Der Gehalt an Hexosen steigt erst nach längerem Welken. Der Rohrzuckergehalt ist also in keiner Abhängigkeit von der Konzentration der Hexosen in der Zelle, wie man früher wohl vielfach angenommen hatte, vielmehr steht er in Abhängigkeit vom Wassergehalt. Man darf schließen, daß er aus der Gruppe der anderen Zucker herausgehoben zu werden verdient, indem ihm eine freilich noch unbekannte Funktion in dem Wasserhaushalt der Zelle zufällt, und es ist interessant zu sehen, wie es unseren Forschern gelingt nachzuweisen, daß auch ihre Vorgänger, freilich ganz unbewußt, da sie auf den Wassergehalt der von ihnen analysierten Blätter nie geachtet hatten, doch auch schon Ergebnisse hatten, die sich ungezwungen so deuten lassen, daß „die Kurven für Wassergehalt und Rohrzucker gegensinnig laufen".

Fassen wir nun die Frage der ersten Assimilationsprodukte, soweit es bei den trotz ausgezeichneter Arbeiten noch ganz ungenügenden Kenntnissen möglich ist, zusammen, so ergibt sich, daß in vielen Fällen, bei Stärkeblättern, das erste nachweisbare Assimilationsprodukt die Stärke ist; sie bildet sich aller Voraussicht nach auf Kosten von Hexosen, die aber so schnell kondensiert werden, daß der Analytiker sie nicht abfassen kann. (Ueber Zuckerblätter s. Anm. 75.) Die Stärke wird dann je nach Bedarf wieder gelöst, um als Traubenzucker abzuwandern, veratmet oder sonst verbraucht zu werden, oder sie geht bei sinkendem Wassergehalt der Organe in Rohrzucker über, der dann seinerseits in Glukose und Fruktose hydrolysiert wird; wenn vielfach Glukose gegen Fruktose stark zurücktritt, so spricht das dafür, daß von diesen beiden Produkten die erstere schneller dem Stoffwechsel verfällt. — Ob Maltoseansammlung eine irgend wesentliche Rolle beim Abbau der Stärke im Blatt spielt, ob der Malzzucker nicht vielmehr meist nur eine schnell durchlaufene Stufe vorstellt, müßte wohl noch genauer untersucht werden. — Nehmen wir somit an, daß bei der Assimilation sich zuerst Hexose, dann, falls die Assimilation nicht zu schwach ist, Stärke bildet, so ist doch zu betonen, daß auch andere Annahmen nicht mit den Tatsachen im Widerspruch stehen. So könnte eventuell der Aufbau sich auf zwei Geleisen vollziehen, deren eines bei Stärke, deren anderes bei Rohrzucker endet, doch wird es sich empfehlen, solche die Sachlage komplizierende Annahmen nicht ohne ganz triftigen Grund zu machen[111]).

109) LUNDEGÅRDH 1914 Jahrb. wiss. Bot. **53** 421.

110) 1917 Ber. Bot. Ges. **35** 57.

111) Vgl. auch noch KYLIN 1918 Zeitschr. f. physiol. Chemie **101** 77. (Häufig, aber nicht immer, ist die Menge reduzierender Zucker dem Stärkegehalt umgekehrt

Es ist nun noch auf die Möglichkeit hinzuweisen, daß der Kohlenstoff beim Assimilationsprozeß sich alsbald mit Stickstoff verbinde, und daß dann erst durch nachträgliche Spaltung dieser Verbindung die Kohlehydrate entstehen. Schon A. Meyer [112]) hielt die Bildung von Proteinstoffen im Assimilationsprozeß für nicht unwahrscheinlich. Ausführlich hat sich namentlich Saposchnikoff [113]) mit dieser Frage befaßt. Aus seinen Versuchen geht nun aber nicht das hervor, was er selbst gerne schließen möchte, daß nämlich Eiweiß der „erstgebildete Reservestoff der Kohlenstoffassimilation" ist, vielmehr stehen sie in vollem Einklang mit der Annahme, daß Eiweiß erst sekundär aus Kohlehydraten aufgebaut werde.

Quantität der Assimilate. Die angeführten Ergebnisse über die Quantität des assimilierten Kohlenstoffes gingen von der Sachsschen Blatthälftenmethode aus. Wenn auch die Fehler bei der Bestimmung der Blattflächen sehr gering bleiben, so sind doch in der ungleichen Dicke symmetrischer Blattteile Ursachen zu Ungenauigkeiten in Menge gegeben; zudem ist eine Beschränkung auf das einzelne Blatt geboten, weil ein Vergleich von Flächenstücken, die verschiedenen Blättern entnommen sind, erst recht zu Fehlern führen müßte. Darum ist es von Interesse, noch die Kreuslersche Methode zur Mengenbestimmung der Assimilate anzuführen, die die genaueste ist, da sie von Zufälligkeiten in der Blattstruktur unabhängig ist [114]). Wieviel Kohlehydrate aus der aufgenommenen CO_2 gebildet werden können, läßt sich berechnen; je nachdem man an Zucker oder Stärke denkt, fällt dieser Wert natürlich etwas verschieden aus. Im Mittel kann man pro Gramm Kohlehydrat 784 ccm oder rund 1,5 g CO_2 rechnen. Da Kreusler indes mit kohlensäurereicher Luft arbeitete und die Versuchsobjekte der Beleuchtung durch elektrisches Licht aussetzte, so geben seine Resultate für die normalen Assimilationsbedingungen keine Auskunft über die Quantität der zersetzten Kohlensäure. Giltay und Brown [115]) haben dann diese Methode in modifizierter Weise benutzt. Sie arbeiteten mit atmosphärischer Luft, deren CO_2-Gehalt genau bestimmt wurde; sie benutzten ferner Tageslicht und führten in die Glocke nur einzelne Blätter ein, die mit der Pflanze in Verbindung blieben und so vor Welkwerden viel leichter zu schützen waren, als das bei abgeschnittenen Blättern jemals möglich gewesen wäre. Giltay hat mit einer großen Anzahl von Pflanzen sowohl in Europa wie in Indien experimentiert; berechnet man seine Werte auf den Quadratmeter und die Stunde, so ergeben sie etwa 0,4—0,8 g in Europa und 0,4—1,4 g Trockensubstanz in Indien. Die Assimilation in den Tropen übertrifft also die in Mitteleuropa stattfindende nur unerheblich. Speziell für die Sonnenblume ergab sich in Europa und in Java ganz der gleiche Mittelwert, nämlich 0,58 g. Aehnliche Werte fand Brown: für Heli-

---

proportional. — Zuckerblätter sind durchschnittlich reicher an Rohrzucker wie Stärkeblätter.) Ueber Kohlehydrate und verwandte Stoffe bei Algen vgl. Kylin 1918 Zeitschr f. physiol. Chemie **101** 236.

112) Vgl. S. 187 Anm. 72.

113) Saposchnikoff 1890 Ber. Bot. Ges. **8** 233.

114) Kreusler 1885—90 Landw. Jahrb. 1885 **14** 913; 1887 **16** 711; 1888 **17** 161; 1890 **19** 649.

115) Giltay 1898 Annales Buitenzorg **15** 43. Brown 1899 British Assoc. Dover. Address to the chem. Section; 1905 Proc. Roy. Soc. B. **76** 29.

anthus 0,4—0,5 g, bei einigen anderen Pflanzen auch etwas weniger, bei Polygonum das Maximum mit 0,59.

Wie man sieht, geben die GILTAYschen wie die BROWNschen Bestimmungen sehr viel niedrigere Zahlen als die von SACHS und A. MÜLLER mit der Blatthälftenmethode erhaltenen. Nach THODAY[116]) soll das daran liegen, daß in heller Sonne die Temperatur in den abgeschlossenen Behältern zu hoch geworden sein dürfte und daß in mäßigerem Licht die Spaltöffnungen nicht ganz offen waren, während BOYSEN-JENSEN umgekehrt glaubt, daß bei SACHS und THODAY die Temperatur bis auf 35° gestiegen sei, und so abnorm hohe Assimilationswerte ergeben haben könnte. — Ferner untersuchte mit ähnlicher, aber weiter verbesserter Methodik BOYSEN-JENSEN[117]) die Assimilation von Sonnen- und Schattenpflanzen. Beim Senf, einer Sonnenpflanze, fand er den Wert: 1.2 g; beim Sauerklee, als Vertreter von Schattenpflanzen, nur 0,16 g pro qm und Stunde (20°; optimale Lichtzufuhr).

---

10. Kapitel.

Die Assimilation des Kohlenstoffes bei der autotrophen Pflanze II.

Wir wollen jetzt noch die Frage ins Auge fassen, wie die äußeren Verhältnisse, teils direkt, teils indirekt auf die Kohlenstoffassimilation von Einfluß sind, und fragen zuerst, wie die Pflanze in den Besitz der Kohlensäure gelangt. In einem Versuche BROWNS[1]) nahm das Quadratmeter Blattfläche von Helianthus 440 ccm Kohlendioxyd in der Stunde auf, also rund einen halben Liter; im Freien nimmt er zweifellos noch mehr auf. Es fragt sich zunächst, wie groß der CO_2-Gehalt der Luft ist und ob er für die Bedürfnisse der Blätter ausreicht.

CO_2-Gehalt der Luft. Der Kohlendioxydgehalt der Luft ist schon häufig und genau gemessen worden, und es hat sich herausgestellt, daß er in engen Grenzen schwankt, also nahezu konstant ist, wenn wir nicht den Erdboden sowie die unmittelbar an ihn anschließenden Luftschichten untersuchen. Ein Liter Luft enthält etwa 780 ccm N_2; 210 ccm O_2, 0,3 ccm (0,03 Vol.-Proz. oder 0,5 mg) CO_2, abgesehen vom wechselnden Wassergehalt. BROWN[1]) fand in England im Durchschnitt 0,59 mg CO_2 im Liter Luft. Diese Zahl stimmt gut mit älteren Ergebnissen, z. B. mit denen von REISET, der 0,58 mg, und denen des Montsouris-Laboratoriums, das 0,6 mg CO_2 im Liter als Mittelwert zahlreicher Einzelbeobachtungen angibt. Nach LUNDEGÅRDH[2]) beträgt der normale Gehalt 0,55—0,57 mg pro Liter. Er ist zunächst täglichen Schwankungen unterworfen (0,44—0,64 im Liter), die mit Temperatur- und Druckschwankungen, Adsorption an

116) THODAY 1910 Proc. Roy. Soc. B **82** 421.

117) BOYSEN-JENSEN 1918 Bot. Tidskr. **16** 219. Hier auch der Begriff der „prozentischen Trockensubstanzproduktion", d. h. des Zuwachses der Trockensubstanz in 24 Stunden, die Trockensubstanz zu Beginn des Versuches = 100 gesetzt. Er beträgt für den Senf etwa 15; für den Sauerklee nur reichlich 2. — Ueber die Kohlehydratproduktion in Sonnen- und Schattenblättern vgl. auch STÅLFELT 1921 Medd. f. stat. skogsförskanst. **18** 221.

1) BROWN 1905 Proc. Roy. Soc. B **76** 29.

2) 1922 Angewandte Bot. **4** 120. Methodik: 1922 Biochem. Zeitschr. **131** 109.

Staub usw. parallel gehen. Auch existieren jahreszeitliche Schwankungen. Lundegårdh fand z. B. das Minimum im Juni, später stieg der Gehalt infolge der „Bodenatmung“ an, d. h. infolge des CO_2-Austritts aus dem Boden, dessen Luft ca. 8—10mal soviel CO_2 zu enthalten pflegt als die Atmosphäre. Regen erhöht den Gehalt beträchtlich, da er die Atmung der Bodenmikroben anregt und auch direkt CO_2 aus dem Boden austreibt. Wie bei Schroeder[3]) nachzulesen, kann man aus der Tatsache, daß über dem Meer, welches ein Regulator des atmosphärischen CO_2-Gehaltes ist, der CO_2-Gehalt geringer ist als über der Feste, mit Vorbehalt schließen, daß wir uns jetzt in einer Periode langsam zunehmenden CO_2-Gehaltes der Luft befinden.

Ueber den Gehalt in früheren Erdperioden s. Frech, ferner Arrhenius zit. bei Janert S. 190 Anm. 88. Es ist schon S. 170 die Frage gestreift worden, ob das CO_2 der Luft nötig sei für das Gedeihen der grünen Pflanze, und ob sie dieses nicht auch aus dem Vorrat des Bodens mit der Wurzel schöpfen könne. Es war nämlich von Unger[4]) behauptet worden, das Kohlendioxyd der Atmosphäre reiche nicht aus, das im Boden enthaltene müsse durch Aufnahme seitens der Wurzel mitverwendet werden. Moll[4]) konnte aber zeigen, daß eine Pflanze, die CO_2 nur durch die Wurzel aufnimmt, es niemals zur Bildung von Stärke in den Blättern bringt. Das ist auch begreiflich, denn der Weg von der Wurzel zum Blatt ist weit, die Leitung kann also nur langsam erfolgen, und unterwegs schon wird die Hauptmasse des Kohlendioxyds von den Chlorophyllkörnern der Stengelrinde abgefangen werden. (Ueber den CO_2-Gehalt des Transpirationsstromes s. S. 129 Anm. 81.)

Wenn aber das CO_2 der Luft die Kohlenstoffquelle der grünen Pflanze ist, so frägt sich: wie ist es möglich, daß, obwohl die Pflanze fortdauernd auf eine Verminderung des Kohlendioxyds hinarbeitet, dieses doch in einem nahezu konstanten Verhältnis gefunden wird? In der Tat sind die Mengen von Kohlendioxyd, die die Pflanzenwelt der Luft entzieht, sehr beträchtliche. Das zeigt die folgende Ueberlegung[5]). Eine Sonnenblume hat ungefähr 1,5 qm Blattfläche. Legen wir das oben angeführte Experiment unserer Betrachtung zugrunde, so würde sie pro Stunde 660 ccm Kohlendioxyd aufnehmen, und diese wiegen etwa 1,3 g. Daraus können wir einen Kohlendioxydverbrauch von rund 400 g pro Monat berechnen, wenn wir die tägliche Assimilationszeit zu 10 Stunden ansetzen. Denken wir uns die ganze Landfläche unseres Planeten so mit Sonnenblumen bestellt, daß auf jedes Quadratmeter eine kommt, dann würden die auf den 135 Millionen qkm Land der Erde stehenden Sonnenblumen 54 Billionen kg CO_2 in einem Monat aufzehren; da nach der üblichen Schätzung 2100 Billionen kg CO_2 in der Atmosphäre vorhanden sind, so würden diese ungefähr 50 Monate ausreichen. Etwas länger würde der CO_2-Vorrat der Luft vorhalten, wenn wir den Kohlenstoffbedarf des Waldes nach Ebermayer[6]) einer entsprechenden Rechnung zugrunde legen wollten. Nach Schroeders Berechnung verbrauchen die Pflanzen der Erde etwa

3) 1920 Stellung der grünen Pflanze im irdischen Kosmos. Berlin.

4) Unger 1855 Anatomie und Physiologie der Pflanze. Pest, Wien, Leipzig. Moll 1877 Landw. Jahrb. **6** 327. Eine Erweiterung und Bestätigung dieser Versuche bei Zijlstra Proefschrift Groningen 1909.

5) Nach Sachs 1884 Arb. Würzburg **3** 1.

6) Ebermayer 1885 Sitzungsber. München **15** 303.

60 Billionen kg CO_2. Der Verbrauch der Meeresvegetation, zumal des Planktons, läßt sich kaum schätzen, so daß diese Zahlen etwas unsicher sind[7]). Desgleichen erleidet die Atmosphäre dadurch einen dauernden Verlust, daß Mineralien durch CO_2-haltiges Wasser in doppeltkohlensaures Salz verwandelt werden, aus dem dann Tiere und auch Pflanzen (Algen, Flagellaten) ihre Kalkschalen aufbauen. — Auf alle Fälle zeigt eine solche Ueberlegung, daß das zurzeit in der Atmosphäre existierende Kohlendioxyd durch die Tätigkeit der grünen Pflanzen in einigen Jahren aufgebraucht sein muß. Da nun aber tatsächlich eine Abnahme derselben nicht beobachtet wird, müssen auf der Erde Prozesse stattfinden, die eine Kohlendioxydbildung in dem Maße zur Folge haben, daß der Verbrauch gedeckt wird.

Auf diese Prozesse, deren Wichtigkeit für die Existenz von Organismen auf der Erde einleuchtet, muß mit ein paar Worten hingewiesen werden. In der anorganischen Natur sind es die aus dem Erdboden zutage tretenden Quellen und die Vulkane, die, zumal gegen Ende des Ausbruchs[8]), große Mengen von CO_2 liefern. In der organischen Welt ist die Atmung der Menschen und der Tierwelt als Kohlensäurequelle bekannt. Die Menschheit liefert täglich 1440 Millionen, also im Jahr 525 Milliarden kg CO_2, d. h. also etwa den 6000. Teil des Gesamtvorrates der Luft, die 2100 Billionen kg CO_2 faßt. Die CO_2-Produktion der Landtiere mag das 10fache betragen, die der Wassertiere entzieht sich jeder Schätzung. Der Mensch trägt dann ferner durch das Verbrennen von Holz und Kohle zur Bereicherung der Luft an CO_2 bei; nach Noll[9]) sandten 1894 die Kruppschen Werke allein täglich $2^1/_2$ Millionen kg Kohlenstoff als CO_2 in die Atmosphäre. Dazu kommt dann noch die Atmungstätigkeit der Pflanzenwelt. Die Atmung der nicht-grünen Pflanzen bringt erheblich mehr CO_2 als die von Tieren und Menschen zusammen. Wenn wir auch nicht imstande sind, Produktion und Verbrauch des Kohlendioxyds auf unserem Planeten rechnerisch zu verfolgen, so begreifen wir doch die Möglichkeit der tatsächlich gefundenen Bilanz.

CO_2-Gehalt des Wassers. Wir kommen zum CO_2-Gehalt der Gewässer. Es ist ja bekannt, daß die Absorption eines Gases im Wasser von seinem Partiärdruck und von der Temperatur abhängt. Je nachdem nun das Wasser das CO_2 aus der Atmosphäre oder aus der Bodenluft absorbiert, wird es recht verschiedene Quantitäten davon aufnehmen können; und der Einfluß der Temperatur ist beim Kohlendioxyd so stark, daß bei 0^0 doppelt soviel absorbiert wird wie bei 20^0 C. Wasser von 15^0 C, das in Berührung mit der Atmosphäre steht, hat ungefähr den gleichen CO_2-Gehalt wie diese, d. h. 0,03 Proz.

Was den Lösungszustand des CO_2 angeht, so findet es sich zum größten Teil als gelöstes Gas im Wasser; nur zum ganz geringen Teil mit Wasser verbunden als Säure (H_2CO_3), die ihrerseits fast vollständig in ihre Ionen $H^{\cdot}$ und $HCO_3^{\prime}$ dissoziiert, während die weitere Dissoziation in $CO_3^{\prime\prime}$ und $H^{\cdot}$ so gering ist, daß sie vernachlässigt werden darf. Folgendes Schema veranschaulicht den Gleichgewichtszustand:

---

7) Schroeder 1919 Naturwissensch. 7 1.

8) Schroeder 1920, S. 69, zit. in Anm. 3.

9) Noll 1894 in „Lehrbuch der Botanik f. Hochschulen“ 1. Aufl. S. 166. Jena. Nach Schroeder 1920 liefert die Kohlenverbrennung auf Erden jährlich 3000 Milliarden (3 Billionen) kg CO_2. Atmung und Verbrennung ergeben jährlich vielleicht 10 Billionen kg CO_2.

$$\underset{\text{Gas i. d. Atmosph.}}{CO_2} \rightleftarrows \underset{\text{Gas gelöst}}{CO_2} + H_2O \rightleftarrows H_2CO_3 \rightleftarrows HCO_3' + H^{\cdot}\,[\rightleftarrows H^{\cdot} + CO_3'']$$

Beim Erwärmen oder bei Zufuhr von $H^{\cdot}$-Ionen verschiebt sich das Gleichgewicht nach links, bei Abkühlung oder Zufuhr von OH'-Ionen nach rechts. Außer der gelösten Kohlensäure enthalten aber die natürlichen Wässer auch Karbonate und Bikarbonate. Man könnte zunächst denken, daß Karbonate aufgenommen und durch Säurewirkung in den Zellen zerlegt werden. Und tatsächlich sprechen auch neuere Erfahrungen RUTTNERs[10]) für eine Aufnahme von Karbonaten. Doch kann in diesem Fall, da die Pflanze immer wieder neue Mengen selbstgebildeter organischer Säuren bereitstellen muß, ein wesentlicher Gewinn an organischer Substanz nicht stattfinden. Wir sehen daher von reinen Karbonatlösungen ab und stellen fest, daß in natura im allgemeinen ein Gemisch von Karbonaten und Bikarbonaten, das im Gleichgewicht mit dem CO_2-Gehalt der Atmosphäre ist, vorliegen wird, da die CO_2-Tension reiner Bikarbonatlösungen größer ist, als dem Partialdruck des CO_2 in der Atmosphäre entspricht und daher Bikarbonate unter CO_2-Abspaltung in Karbonate übergehen, bis Gleichgewicht erreicht ist. Die Frage nun, ob aus einem solchen Gemisch nur die Bikarbonat- oder auch die Karbonatkohlensäure assimiliert werden kann, wird meist dahin beantwortet, daß nur die erstere für die Pflanze verfügbar ist. Um das zu erläutern, müssen wir kurz den Lösungszustand dieser Salze betrachten. Lösen wir z. B. doppeltkohlensaures Na in Wasser, so dissoziiert es zum größten Teil in $Na^{\cdot}$ und HCO_3', dessen weitere Dissoziation in $H^{\cdot}$ und CO_3' vernachlässigt werden darf. Das HCO_3' tritt mit dem im Wasser vorhandenen $H^{\cdot}$-Ion zu H_2CO_3 zusammen zu Kohlensäure, die, wie eben gesagt, ihrerseits zum allergrößten Teil in CO_2 und H_2O zerfällt. Wenn die Lösung an der Luft steht, geht dieser Zerfall so weit, bis unter Entweichung von CO_2 der CO_2-Gehalt der Lösung mit dem der Atmosphäre im Gleichgewicht steht. Wir haben folgendes Schema:

$$\left.\begin{matrix}NaHCO_3\\ +\\ H_2O\end{matrix}\right\} \rightleftarrows \underset{OH'}{Na^{\cdot}} + \underset{H^{\cdot}}{HCO_3}$$

$$H_2CO_3 \rightleftarrows H_2O + CO_2 \rightleftarrows CO_2 \text{ Luft}$$

Dies Gleichgewicht wird durch Abkühlung oder OH-Wirkung oder Erhöhung des CO_2-Gehalts der Luft nach links, durch Erwärmung oder $H^{\cdot}$-Wirkung nach rechts verschoben. Mit NATHANSOHN[11]) wird nun angenommen, daß für die Assimilation nur die freie H_2CO_3 bzw. das damit im Gleichgewicht stehende CO_2 der Lösung in Frage kommt. Natriumkarbonatlösungen:

$$\left.\begin{matrix}NaCO_3\\ +\\ H_2O\end{matrix}\right\} \rightleftarrows \underset{OH'}{Na^{\cdot}} + \underset{H^{\cdot}}{Na^{\cdot}} + \underset{HCO_3'}{CO_3''}$$

enthalten, sofern nicht CO_2 aus der Atmosphäre hineinstürzt, kein H_2CO_3, bzw. CO_2, dienen darum, falls diese Meinung zutrifft, nicht der Assimilation, wenn nicht irgendwie durch Zufuhr von H-Ionen H_2CO_3 freigemacht wird.

Das Anion der Kohlensäure, HCO_3' kann hiernach jedenfalls nicht für die Assimilation verwertet werden, da es ja in Karbonat- und Bikarbonatlösungen vorhanden ist und, falls es in Frage käme, beide die Assimilation gleich gut unterhalten müßten.

Wichtiger als die Alkalikarbonate sind nun in natura Kalkbikarbonat bzw. -karbonat:

$$\left.\begin{matrix}Ca(HCO_3)_2\\ +\\ H_2O\end{matrix}\right\} \rightleftarrows \underset{2\,OH'}{Ca^{\cdot\cdot}} + \underset{2\,H^{\cdot}}{2\,HCO_3'}$$

$$2\,H_2CO_3 \rightleftarrows H_2O + CO_2 \rightleftarrows CO_2 \text{ Luft}$$

10) 1921 Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien I **130** 171 (vgl. Anm. 12).
11) 1910 Stoffwechsel der Pflanze.

und

$$\left.\begin{matrix} CaCO_3 \\ + \\ H_2O \end{matrix}\right\} \rightleftarrows Ca^{\cdot\cdot} + CO_3'' \quad \begin{matrix} + \\ OH' \end{matrix} \quad \begin{matrix} + \\ H^{\cdot} \end{matrix} \quad \downarrow\uparrow \quad HCO_3'$$

Wie daraus ersichtlich, hat auch hier die Bikarbonatlösung eine mit dem CO_2 der Luft im Gleichgewicht stehende CO_2-Tension, die Karbonatlösung nicht, erstere unterhält die Assimilation, letztere nicht[12]).

Am Tage wird also während der Assimilation die Karbonat-Bikarbonatmischung der Wässer dauernd karbonatreicher, d. h. unter Verbrauch des CO_2 alkalischer und die Assimilation steht spätestens in dem Moment still, in dem alles Bikarbonat in Karbonat verwandelt ist (wenn nicht schon früher durch zu starke OH-Ionenkonzentration Schädigung der Pflanze eintritt). Nachts geht durch Atmung der gegenläufige Prozeß vor sich. Diese Mischungen wirken als „Reservoire", die tags CO_2 für die Assimilation abgeben und sich dann nachts für den Bedarf des kommenden Tages wieder auffüllen.

Wie dem auch sei, das eigentliche, physiologische Problem beginnt erst mit der Frage, welche Form die CO_2 im Protoplasma annimmt und wie sie dem Chloroplasten dargeboten wird.

Assimilation und CO_2-Konzentration. Wir wenden uns nun der Frage nach der Bedeutung der CO_2-Konzentration in der die Pflanze umgebenden Luft zu. Die Erfahrung lehrt, daß die in der Natur gegebene starke Verdünnung der Kohlensäure die Pflanzen an einer energischen Assimilation nicht hindert. Versuche aber haben gezeigt, daß mit der Zunahme des Kohlendioxyds[13]) in der Luft auch die Menge der Assimilate zuzunehmen pflegt. Es wurde schon oben darauf aufmerksam gemacht, daß es Pflanzen gibt, die nur in mit CO_2 angereicherter Luft Stärke bilden können; das Auftreten von Stärke bei ihnen ist aber die Folge einer Steigerung der Assimilation. In der Tat haben alle neueren Untersuchungen ergeben, daß eine Steigerung des CO_2-Gehaltes der Luft eine Zunahme der Assimilation herbeiführt.

Bei allzu starkem Kohlendioxydgehalt sinkt dann endlich die Assimilationsenergie wieder. Ist es doch bekannt, daß ein höherer Gehalt an CO_2 auf Spaltöffnungsschluß hinarbeitet[14]) und daß ein noch höherer Gehalt endlich direkt als Gift wirkt und alle Lebensprozesse schädigt[15]). Demnach muß eine gewisse mittlere Menge die beste Wirkung ausüben[16]). Dieses Optimum hat indes keine fixe

12) Auf Grund sehr interessanter Methodik, Messung der Aenderung der Leitfähigkeit von $CaCO_3$-Lösungen durch die Assimilation, schließt allerdings RUTTNER (Anm. 10), daß nach Umwandlung allen Bikarbonats in Karbonat auch dies durch die assimilierende Pflanze unter Aufnahme von HCO_3'-Abgabe von OH'-Ionen noch zerlegt und verwertet wird. Die Frage ist noch weiter zu klären, übrigens ist auch RUTTNER der Meinung, daß den allergrößten Anteil an der Assimilation die freie Kohlensäure der Bikarbonate hat. Vgl. weiter ANGELSTEIN 1910 Beitr. z. Biol. **10** 87, und OSTERHOUT u. HAAS 1918 Journ. of gen. phys. **1** 1.

13) GODLEWSKI 1873 Arb. Würzburg **1** 343. KREUSLER 1885 Landwirtsch. Jahrb. **14** 913. BROWN u. ESCOMBE 1902 Proc. Roy. Soc. **70** 397. PANTANELLI 1904 Jahrb. wiss. Bot. **39** 167. BLACKMAN u. MATTHAEI 1905 Proc. Roy. Soc. B **76** 402. BLACKMAN u. SMITH 1911 Proc. Roy. Soc. B **83** 389.

14) LINSBAUER zit. S. 79.

15) LOPRIORE 1895 Jahrb. wiss. Bot. **28** 531. JANERT 1922 Bot. Arch. **1** 155. (Da bei geringer Lichtintensität die Giftwirkung der CO_2 mit der CO_2-Konzentration langsamer ansteigt als bei höherer Lichtintensität, folgert JANERT hypothetisch, daß nicht die CO_2, sondern ein Zwischenprodukt der Assimilation [Formaldehyd] die Giftwirkung bedingt.)

16) Wenngleich die Uebertragung der Ergebnisse von Laboratoriumsversuchen auf die Bedingungen in freier Natur oder die Züchtungsbedingungen von Kulturpflanzen immer nur mit Vorsicht erfolgen darf, ließ sich aus den oben referierten

Lage, da die Assimilationsenergie auch noch von mehreren anderen Faktoren, z. B. Licht und Temperatur, abhängt. So kann es kommen, daß ein CO_2-Gehalt der Luft, der bei einer bestimmten Lichtintensität die maximale Assimilation ermöglicht, bei höherer Lichtintensität suboptimal erscheint[17]).

Bei allen Forschern, die diese Frage bearbeitet haben, herrscht darin Uebereinstimmung, daß bei niedrigen Konzentrationen des CO_2 die Assimilation dem Gehalt der Luft an Kohlendioxyd annähernd proportional, genau genommen vielleicht etwas langsamer ansteigt. Beispielsweise finden BROWN und ESCOMBE[18]) bei ihren Versuchen mit Sonnenblumenblättern solche Proportionalität bis zu einem Gehalt, der den der Luft etwa um das 15-fache übertrifft (8 mg pro Liter), und LUNDEGÅRDH[19]) fand bei Versuchen mit verschiedenen Pflanzen des Waldes und des Strandes, daß Proportionalität jedenfalls mindestens bis zum 3- bis 6-fachen Betrag des normalen Gehaltes anzutreffen ist. So assimilierten 50 qcm Bohnenblätter bei hellem Licht und einer Temperatur von 20° 4.3 mg Kohlendioxyd beim Aufenthalt in gewöhnlicher Luft (0,56 mg pro Liter), 7,5 mg CO_2 jedoch, wenn die umgebende Luft im Liter 1,09 mg CO_2 enthielt, und endlich 11,9 mg, wenn die Luft im Liter 1,77 mg führte. Im besten Fall kann also in diesen Konzentrationslagen die Assimilation mit einer Verdoppelung des Kohlendioxydgehaltes der Luft ebenfalls verdoppelt werden; es ist besonders zu beachten, daß die Pflanze auch dann schon assimiliert, wenn der Gehalt der Luft unternormal ist. Es zeigt also die Kurve beim normalen Gehalt nicht etwa einen Knick, woraus sich ergibt, daß die sog. Kohlensäurerestheorie[20]), die besagt, daß Kohlendioxyd nur soweit es über einen Gehalt von 0,03 Vol-Proz. vorhanden sei, den Pflanzen für die Assimilation zur Verfügung stehe, nicht zu Recht bestehen kann. Ganz entsprechende Befunde wie an Landpflanzen wurden auch an verschiedenen Wasserpflanzen[21]), sei es mit der gasanalytischen, sei es mit der Blasenmethode erhoben. So viel scheint jedenfalls sicher, daß innerhalb der Konzentrationen, wie sie an natürlichen Standorten vorkommen, die Pflanze auf Erhöhung des Kohlensäuregehaltes mit erhöhter Assimilation antwortet; so ist es begreiflich, daß die erhöhte Konzentration des Kohlendioxyds in der Luft knapp über dem Erdboden die Assimilation fördert; u. a. ist es nach LUNDEGÅRDH wichtig, daß die Pflanzen im tiefen Waldesschatten durch die an

---

Versuchen doch schon schließen, daß auch im Freien eine erhöhte Zufuhr von Kohlendioxyd die Erträge steigern würde, und tatsächlich ist diese Möglichkeit jetzt auch, zumal dank der unermüdlichen Anstrengungen von HUGO FISCHER und anderen gleichstrebenden Forschern allgemein anerkannt. Die Erkenntnis, daß Düngung mit Stallmist und auch mit künstlichen Düngemitteln auch dadurch wirkt, daß diese die Tätigkeit der Bodenmikroben und damit die Bodenatmung steigern und den Blättern mehr Kohlendioxyd zuführen, ist eine weitere Frucht dieser Studien, auf die wir im einzelnen nicht eingehen können. HANSEN 1912 Naturw. Wochenschr. **27** 547. FISCHER 1912 Ber. Bot. Ges. **30** 598. 1919 Angew. Bot. **1** 138; 1921 **3** 129, 269. BORNEMANN 1920 CO_2 und Pflanzenwachstum. Berlin. 1922 Mitt. d. Landw.-Ges. St. 3. Auch Gegner der CO_2-Düngung werden in diesen Schriften zitiert. Die letzte größere Studie über diese Fragen stammt von LUNDEGÅRDH (1922 Angew. Bot. **4** 120), in welcher in Bestätigung älterer Versuche H. FISCHERS ausgeführt wird, daß, zumal bei der Gärtnerei, die Kohlensäurebegasung bei Kulturen unter Glas von großer wirtschaftlicher Bedeutung werden kann. In Gurkenhäusern ließ sich durch Erhöhung des normalen Kohlendioxydgehaltes um etwa 20 Proz. eine Erhöhung der Ernte um 30—40 Proz. erzielen. LUNDEGÅRDH macht allerdings weiter darauf aufmerksam, daß eine Begasung von frei liegenden Aeckern mit CO_2 problematisch sein könnte, weil die Bodenatmung so kräftig sei, daß die erhöhte Zufuhr von CO_2 aus Abgasen usw. ihr gegenüber nicht wesentlich in Betracht kommen könnte. Er berechnet die durchschnittliche Bodenatmung auf mehrere tausend kg pro Hektar und Vegetationsperiode.

17) BLACKMAN 1905 Ann. of Bot. **19** 281. Vgl. auch JOST 1906 Biol. Cbl. **26** 225. MAYER 1882 Lehre v. d. chem. Fermenten S. 63. Heidelberg.

18) BROWN und ESCOMBE 1902 Proc. Roy. Soc. **70** 397.

19) LUNDEGÅRDH 1921 Sv. Bot. Tidskr. **15** 46; 1922 Angew. Bot. **4** 120.

20) REINAU 1920 Halle. „Kohlensäurerestheorie" soll besagen, daß der CO_2-Gehalt der Luft nur der Rest ist, der von den Pflanzen nicht mehr ausgenutzt werden kann.

21) PANTANELLI 1904 Jahrb. wiss. Bot. **39** 167. TREBOUX 1903 Flora **92** 49.

diesem Standort nachweislich herrschende hohe Konzentration des Kohlendioxyds einigermaßen für die mangelhafte Beleuchtung entschädigt werden.

Steigern wir nun aber die Konzentration der Kohlensäure weiter, so finden die verschiedenen Autoren einen etwas verschiedenen Verlauf der Kurve. Bei BLACKMAN und SMITH[22]) geht die Kurve aus einer gerade ansteigenden Linie, die dem Gebiet proportionaler Steigerung entspricht, durch einen scharfen Knick in eine der Abszisse parallel verlaufende Linie über; die genannten Forscher nehmen an, daß bei zunehmender Konzentration der Kohlensäure plötzlich irgend ein anderer Faktor, nicht mehr die Kohlensäure, z. B. das Licht, den Vorgang begrenzt, und daß dieser nunmehr begrenzende Faktor den horizontalen Verlauf der Kurve bedingt: Er verhindert, daß weitere Konzentrationssteigerung der Kohlensäure sich in einer weiteren Erhöhung der Assimilation auswirkt. Andere Autoren aber, HARDER[23]), WARBURG[24]), finden eine Kurve, die zunächst steil ansteigt und dann allmählich immer flacher wird, so daß sie endlich, eventuell erst im Unendlichen der Abszisse parallel wird. Sie zeigt also einen „logarithmischen" Verlauf. Dabei verläuft sie nach HARDER nicht so wie die Kurve, die nach MITSCHERLICH und BAULE die Abhängigkeit des Pflanzenertrags von einem in wechselnder Menge gebotenen Nährsalz darstellt, derart nämlich, daß der Zuwachs der Assimilationsgeschwindigkeit proportional wäre dem Betrag, der jeweils am erreichbaren Höchstwert fehlt, sondern erst steiler, dann flacher, d. h. offenbar ähnlicher der BLACKMANschen Kurve.

Etwas genauer seien noch die WARBURGschen[24]) Befunde besprochen: An der einzelligen Süßwasseralge Chlorella stellte er fest, daß bei einer Kohlendioxydkonzentration, die dem 0,05- bis 10-fachen der Konzentration, die mit der Atmosphäre im Gleichgewicht steht, entspricht, die Assimilation fast proportinal dem Kohlensäuregehalt des Wassers verläuft, daß dann aber einer weiteren Erhöhung kleiner und kleiner werdende Zuwachsgrößen der Assimilation entsprechen, bis endlich die Assimilation unabhängig von der Kohlensäurekonzentration wird. Die Tatsache, daß die Kurve schließlich der Abszissenachse parallel wird, erklärt WARBURG auch, wie BLACKMAN damit, daß endlich ein bestimmter anderer Faktor begrenzend wirkt, es soll aber kein äußerer Faktor sein, sondern in diesem Fall ein innerer: Ein Stoff, mit dem die Kohlensäure reagieren muß, um in reaktionsfähigen Zustande überzugehen, um, wie wir oben (S. 192) gesagt haben, zum Akzeptor zu werden, ist nur in beschränkter Menge in der Zelle zur Verfügung; weitere Zufuhr von Kohlensäure kann also nur so lange einen die Assimilation steigernden Erfolg haben, als dieser Stoff noch nicht vollkommen mit Beschlag belegt ist. In solchen Versuchen müssen natürlich alle anderen Faktoren außer der Kohlensäurezufuhr so konstant wie nur irgend möglich und in möglichst optimalem Ausmaß gehalten werden; bei WARBURG betrug die Temperatur 25°; die Beleuchtung wurde bewirkt durch eine Lampe von 300 Watt Stromverbrauch in 20 cm Entfernung.

Das WARBURGsche Objekt, eine kleine kugelförmige Alge mit peripher gelegenem Chlorophyllkörper, hat den großen Vorteil, daß man annehmen kann, daß zwischen dem Kohlensäuregehalt des Wassers und dem an dem „Reaktionsort", d. h. dem Chlorophyllkörper, jederzeit Diffusionsgleichgewicht herrscht. Den andersartigen Kurvenverlauf bei BLACKMAN sucht WARBURG damit zu erklären, daß bei einem so komplizierten Objekt, wie es Laubblätter sind, kein solches Gleichgewicht geherrscht habe, also die Assimilation nicht nur durch die Konzentration der Kohlensäure, sondern auch wesentlich durch ihre Diffusionsgeschwindigkeit bedingt gewesen sein soll.

Diffusion des CO_2. Damit wenden wir uns zu der Frage, wie die Kohlensäure in das Blatt bzw. in die assimilierenden Zellen gelangt. In dieser Hinsicht verhalten sich untergetauchte Wasserpflanzen anders als Landpflanzen. Erstere können nur im Wasser gelöste Gase aufnehmen. Diese Lösungen können nur auf dem Wege der Diffusion durch die lückenlos schließende Epidermis ins Innere der Pflanze gelangen, Wenn die Gase erst einmal die Außenwand der Epidermis durchsetzt haben, so können sie in gelöstem Zustand weiter von Zelle zu Zelle diffundieren, aber auch durch die Innenwand der Epidermiszellen in die Lufträume übertreten,

22) BLACKMAN u. SMITH 1911 Proc. Roy. Soc. B **83** 389.
23) HARDER 1921 Jahrb. wiss. Bot. **60** 531.
24) WARBURG 1919 Biochem. Zeitschr. **100** 230.

die bei phanerogamen Wasserpflanzen meist reichlich entwickelt sind, und hier als freie Gase wandern und dann wieder an anderer Stelle in die einzelnen Zellen eindringen. Die Diffusion durch die Epidermis in den Interzellularraum vollzieht sich nun nach den Gesetzen Exners[25]: die Diffusionsgeschwindigkeit der Gase ist proportional ihrer Löslichkeit im Wasser und umgekehrt proportional der Wurzel aus ihrer Dichte. Daraus folgt, daß die Diffusionsgeschwindigkeit des Sauerstoffes doppelt so groß, die der Kohlensäure 55mal so groß ist als die des Stickstoffes ($N_2 : O_2 : CO_2 = 1 : 2{,}3 : 54{,}8$). Wenn die Diffusion der Gase zu einem Gleichgewichtszustand geführt hat, findet sich in den Interzellularen Luft von ungefähr der gleichen Zusammensetzung und von demselben Druck wie in der Atmosphäre, d. h. 35 Proz. O_2, 65 Proz. N_2. Durch die Atmung entsteht keine wesentliche Aenderung in diesem Zustand, wohl aber durch die Kohlensäureassimilation. Da CO_2 in dem Maße, als es verbraucht wird, rasch von außen nachströmt, wird ein wesentliches Gefälle des CO_2-Gehaltes nirgends eintreten. Der aus ihr entstehende O_2 aber wird die die Pflanze überziehende Wasserschicht bald sättigen, O_2-Abgabe nach außen wird dadurch erschwert, er wird sich in den Zellen anreichern, so daß sehr bald der die Zellwände durchtränkende O_2 da, wo diese an Interzellularen grenzen, mit dem Partialdruck des O_2 in den Interzellularen nicht mehr im Gleichgewicht steht. So findet „Evasion“[26] des Sauerstoffes in die Interzellularen statt, die um so lebhafter ist, je stärker die Abweichung vom Diffusionsgleichgewicht ist, d. h. je stärker die Assimilation. So kommt es zu Drucksteigerung in den Interzellularen und schließlich zu dem uns schon bekannten Gasblasenstrom aus zufälligen oder absichtlich angebrachten Wunden.

Anders als bei der submersen Wasserpflanze gestaltet sich die Kohlendioxydaufnahme beim Laubblatt der Landpflanze. Die Epidermis ist hier mit der Kutikula bedeckt. Diese ist für Wasser fast ganz impermeabel, aber Kohlendioxyd kann doch durch sie diffundieren; es kann ja auch durch eine Oelschicht diffundieren, die Wasser nicht durchläßt. Allein bei dem geringen Partiärdruck des CO_2 in der Atmosphäre sind die Mengen von ihm, die durch die Kutikula eindringen, ganz außerordentlich geringe. Steht also keine andere Eingangspforte als die Kutikula in das Laubblatt offen, so tritt unter gewöhnlichen Umständen keine Assimilation ein. Dagegen konnten Boussingault[27] und Blackman[28] in sehr kohlendioxydhaltiger Luft Stärkebildung auch in solchen Blättern konstatieren, die sich nur durch die Kutikula die dazu nötige CO_2 verschafft hatten.

Bedeutung der Spaltöffnungen. Daraus folgt, daß in der Natur die höher organisierten Blätter auf andere Weise mit Kohlendioxyd versorgt werden müssen: Die Spaltöffnungen bilden die Eingangsöffnungen. Wenn es durch diese in die Interzellularräume gelangt ist, so kann es von da aus in jede einzelne Zelle diosmieren, nachdem es sich zunächst in dem Imbibitionswasser der Zellwände gelöst hat. Von der Zahl, Verteilung und Oeffnungsweite der Spaltöffnungen, und der Gestaltung des Interzellularsystems hängt es also

25) Devaux 1889 Ann. sc. nat. (7) **9** 95.
26) Scharfsinnige Ausführungen darüber bei Kniep 1915 Jahrb. wiss. Bot. **56** 460.
27) Boussingault 1868 Agronomie **4** 300 u. 375.
28) Blackman 1895 Phil. Transactions B **186** 504.

ab, ob und wie stark Kohlenstoffassimilation stattfinden kann. In anschaulicher Weise haben Stahl und Meissner[29]) die Bedeutung der Spaltöffnungen gezeigt: An Blättern, die auf der Unterseite Spaltöffnungen tragen, genügt ein Ueberzug von Wachs-Vaseline, um Stärkebildung zu verhindern. Bringt man dann auf der Oberseite eines so behandelten Blattes künstliche Spaltöffnungen an, d. h. macht man Einstiche mit einer Nadel, oder entfernt man die Kutikula auf eine Strecke weit, so tritt überall in der Nähe der künstlichen Eintrittspforten des CO_2 Stärkebildung ein. Daß sie lokal beschränkt bleibt, ist begreiflich, da ja die der Oeffnung zunächst liegenden Zellen sofort den geringen Vorrat erschöpfen. Auch in den Versuchen Molls und Zijlstras[30]) zeigte sich stets die Stärkebildung auf die Stellen der Blätter beschränkt, die direkt Kohlendioxyd aufnehmen konnten.

Die Interzellularen, als deren Ausführgänge die Spaltöffnungen betrachtet werden können, sind von großer Bedeutung für das Vordringen der Kohlensäure zu der einzelnen chorophyllhaltigen Zelle[31]). Jede derselben grenzt irgendwo direkt an einen Interzellularraum an und steht durch diesen mit der äußeren Atmosphäre in Verbindung. Die Bewegung des Kohlendioxyds in den Interzellularen erfolgt jedenfalls in erster Linie durch Diffusion. Daß daneben auch Bewegungen der Interzellularluft durch Druckzustände[32]) mit dazu beitragen, die Kohlensäureversorgung des Mesophylls zu beschleunigen, kann kaum bezweifelt werden. Ungleiche Erwärmung, Biegungen der Pflanze durch den Wind und Deformationen der Interzellulargänge müssen zu solchen Luftströmungen führen.

Betrachten wir nun zunächst die Stomata im Zustande weitester Oeffnung, und fragen wir, wie ist es möglich, daß durch so winzige, aber freilich in sehr großer Zahl (S. 72) vorhandene Poren das so spärlich vorhandene Kohlendioxyd in so großer Menge in das Blatt hineindiffundieren kann, daß Helianthus pro Stunde und pro Quadratmeter 0,5 g Kohlehydrat bilden kann? Wir verdanken den Untersuchungen von Brown und Escombe[33]) Aufschluß über diese Frage. Das Wesentliche wurde schon bei der stomatären Transpiration besprochen; denn

29) Stahl 1894 Bot. Ztg. **52** 117. Meissner 1894 Beitr. zur Kenntnis der Assimilationstätigkeit der Blätter. Diss. Bonn.

30) Moll 1877 Landw. Jahrb. **6** 327. Zijlstra 1909 Kohlensäuretransport in Blättern. Groningen.

31) Anregende, wenn auch weiterer Klärung bedürftige Angaben über die Diffusionsmöglichkeit des CO_2 in Sonnen- und Schattenblättern macht Lundegårdh. Er nennt f die freie, innere, an die Intercellularen grenzende Oberfläche, m die Masse der Chloroplasten, und findet das Verhältnis f : m bei Schattenpflanzen 5mal so klein, wie bei Sonnenpflanzen. Bei ersteren soll dieser Quotient als innerer begrenzender Faktor fungieren und bedingen, daß mit steigender Lichtintensität die Assimilationskurve der Schattenpflanzen nicht so hoch aufsteigt, wie bei Sonnenpflanzen. Die Blätter dieser zeigen (Boysen-Jensen, Stålfelt, Lundegårdh) nämlich einen logarithmischen Verlauf der Kurve, welche die Abhängigkeit der Assimilation von der Lichtintensität wiedergibt. Bei Schattenblättern zeigt sie den scharfen Knick der Blackmanschen Kurve (S. 204), geht also schon bei mäßiger Beleuchtung in eine der Abszisse parallele Gerade über. Auch die im Vergleich zum Volum kleine Oberfläche der Schattenblattchloroplasten soll die Assimilation ungünstig beeinflussen, ihr höherer Chlorophyllgehalt soll allerdings dafür eine gewisse Kompensation bieten.

32) Vgl. auch S. 71.

33) Brown u. Escombe 1900 Phil. Transactions B **193** 223; 1905 Proc. Roy. Soc. B **76** 29. Renner 1911 Flora **103** 171. Anm. bei der Korrektur: s. auch Gradmann 1923 Jahrb. wiss. Bot. **62** 449.

die Abgabe von Wasserdampf ist ja ebenfalls eine Diffusion durch die Spaltöffnungen, nur findet sie in umgekehrter Richtung statt wie die CO_2-Aufnahme. Wegen der Wichtigkeit der Sache wollen wir die Ergebnisse Brown und Escombes und späterer Forscher hier nochmals besprechen. Brown und Escombe gingen von rein physikalischen Versuchen aus: sie ließen das Kohlendioxyd der Luft durch eine enge Oeffnung in einer dünnen Wand in ein Gefäß diffundieren, auf dessen Grund sich eine Lösung von Kalilauge befand. Unter der Voraussetzung, daß die Tiefe des Loches gegenüber dem Durchmesser vernachlässigt werden konnte, und daß die Löcher sich gegenseitig nicht beeinflußten, was nach Brown eintritt, wenn ihr Abstand gleich dem 8—10-fachen Durchmesser ist, fanden sie, daß die diffundierenden Mengen nicht von der Querschnittfläche der Oeffnung, sondern von der Größe ihres linearen Durchmessers abhängen. Wenn durch eine Oeffnung von 4 mm Durchmesser in der Zeiteinheit z. B. die CO_2-Menge 2 durchgelassen wird, so geht in derselben Zeit durch eine Oeffnung von 2 mm Durchmesser die Menge 1 durch; die Mengen verhalten sich wie 2 : 1, die Querschnittsflächen der Oeffnungen dagegen wie 4 : 1. Mit der Abnahme der Lochgröße muß demnach die verhältnismäßige Diffusionsgeschwindigkeit zunehmen, während der absolute Wert der Diffusion sich trotz gesteigerter Wirkung des Einzelloches verkleinert. Wendet man die Ergebnisse dieser physikalischen Versuche auf das Einströmen von CO_2 in die Blätter an, so ist zunächst zu berücksichtigen, daß die Oeffnungen der Stomata keine Kreis-, sondern Ellipsenform besitzen. Es hat sich gezeigt, daß eine elliptische Oeffnung für die Diffusion dasselbe leistet wie eine kreisförmige von gleicher Fläche; jede nicht-kreisförmige Oeffnung muß also erst auf eine flächengleiche kreisförmige umgerechnet werden, und der Durchmesser der letzteren ist dann die bei der Diffusion zur Geltung kommende Größe. So finden Brown und Escombe die wirksame Oeffnung zwischen den Schließzellen des Helianthusblattes zu 0,0000908 qmm, und das entspricht einer Kreisfläche von 0,0107 mm Durchmesser. Die Entfernung der einzelnen Spaltöffnungen voneinander ist ungefähr gleich ihrem 8-fachen Durchmesser; sie stören sich also gegenseitig kaum. Nimmt man weiter an, die Absorption des CO_2 durch das Mesophyll sei eine vollkommene, so können nach der Zahl der Stomata rund 2 ccm pro Quadratzentimeter und pro Stunde absorbiert werden. Tatsächlich absorbiert aber das Blatt, zur Bildung von in maximo 1,5 Kohlehydrat pro Quadratmeter, nur rund 0,12 ccm pro Quadratzentimeter, also nur etwa 6 Proz. dieser unter der nicht zutreffenden Voraussetzung, daß Diffusionsgleichgewicht herrsche, errechneten Menge[34]; nicht zutreffend, denn erstens erfolgt die Absorption des CO_2 erst im Mesophyll, also in beträchtlicher Entfernung von der Spalte, und zweitens ist — wenigstens in ruhiger Luft — auch außerhalb der Spalten nicht sofort die maximale CO_2-Tension gegeben; je größer das Blatt, je dichter die Blätter einer Pflanze, desto weiter rückt diese Maximaltension vom Blatt ab. Dadurch wird das Gefälle verringert und die Diffusion verkleinert. Es findet nicht mehr eine Diffusion durch den Porus einer äußerst dünnen Wand, sondern durch ein System enger Kapillaren statt[31]).

34) Renner 1911 zit. in Anm. 33.

Die Spaltöffnungen sind aber nicht immer maximal geöffnet, vielmehr ändert sich, wie wir wissen, die Größe der Oeffnung je nach den äußeren Umständen. Die Verkleinerung der Spalte setzt indes die CO_2-Einfuhr bei weitem nicht so herab wie die Wasserdampfabgabe, weil eben die Spalte nur ein kleiner Bruchteil des Systems ist, durch das die Diffusion erfolgt. Demnach kann die Wasserabgabe schon weitgehend eingeschränkt sein, während die CO_2-Einfuhr fast ungeschmälert fortdauert. Für die CO_2-Assimilation kommen also vor allem die Extreme: weit geöffnete und ganz geschlossene Stomata in Betracht. Wenn starke Beleuchtung die Spaltöffnungen zu maximaler Oeffnung bringt, so müssen wir darin eine Einrichtung erkennen, die für die Kohlenstoffassimilation von fundamentalster Wichtigkeit ist. Denn mit steigender Lichtintensität nimmt innerhalb gewisser Grenzen die Assimilationsgröße zu, vorausgesetzt, daß genügend Kohlensäure zur Verfügung steht. Die Luftfeuchtigkeit wirkt, wie gezeigt wurde, in dem Sinne, daß ihre Vermehrung eine Oeffnung, ihre Verminderung ein Schließen der Spaltöffnungen bedingt. Die meist exponierte Lage der Schließzellen bringt es nun mit sich, daß vielfach schon lange bevor ein sichtbares Welken am Blatte stattgefunden hat, ein vollkommener Spaltenverschluß eingetreten ist. Dieser ist für die Erhaltung des Lebens der Pflanze unentbehrlich, da sonst ein Vertrocknen erfolgen müßte; er ist also eine Schutzvorrichtung gegen zu starke Transpiration, ist aber für den Prozeß der Kohlenstoffassimilation schädlich. Namentlich KREUSLER (S. 197 Anm. 114) zeigte, daß abgeschnittene Zweige bei kräftiger Insolation schnell in der Assimilation nachlassen. Sind gar die Blätter wirklich welk[35]), so hört die Assimilation ganz auf. Hieran ist der Spaltenschluß, der Mangel an Kohlensäure schuld, denn in Pflanzen, die die Kohlensäure durch die Zellwände aufnehmen (Moose und Flechten), wird durch Wasserverlust die Assimilation nicht so stark herabgesetzt wie bei den Laubblättern[36]), und bei Algen kann Fortdauer der Assimilation sogar nach Eintritt der Plasmolyse konstatiert werden[37]). Dies gilt aber keineswegs allgemein; vielmehr wirkt eine Herabsetzung der Turgeszenz meist schon vor Erreichung des plasmolytischen Zustandes ungünstig auf die Assimilation[38]). Betreffs anderer Faktoren, die das Spiel der Spaltöffnung beeinflussen, sei auf S. 78 zurückverwiesen. Jedenfalls darf nicht verschwiegen werden, daß zahlreiche Assimilationsversuche für die Uebertragung ihrer Ergebnisse auf die freie Natur ungeeignet sind, weil es oft fast unmöglich ist, im Experiment das Spiel der Stomata, d. h. die CO_2-Zufuhr ganz naturgemäß zu gestalten.

Blicken wir zurück auf die Versorgung der Pflanze mit CO_2, so wird ohne weiteres klar, daß diese, wie SCHROEDER[39]) sagt, das „erste hierher gehörige Problem" ist, denn der Wassergehalt eines Blattes, als reines Wasser gedacht, kann nicht mehr CO_2 lösen als ausreicht, um bei günstigen Bedingungen den Bedarf „etwa einer halben Sekunde" zu decken. Tatsächlich nimmt allerdings das — unbelichtete — Blatt, wie WILLSTÄTTER und STOLL in Bestätigung älterer Befunde angeben, weitaus mehr Kohlendioxyd auf, als seinem Wassergehalt entspricht. Sie vermuten, daß sich das Kohlendioxyd dissoziabel an eine unbekannte organische Verbindung anlagert, während SCHROEDER die Möglichkeit einer Oberflächenadsorption diskutiert. Den Sinn dieser Bindung sucht WILLSTÄTTER in einer Erhöhung des Gehaltes an Kohlensäure (H_2CO_3) auf Kosten von CO_2; denn nur erstere, nicht letzteres soll, wie früher erwähnt, nach diesem Autor mit Chlorophyll jene Verbindung eingehen, an der dann das Licht seine Arbeit leistet. Jedenfalls ist SCHROEDER im Recht mit seiner Behauptung, daß es sich bei dieser Bindung von Kohlendioxyd unmöglich um Schaffung einer Reserve handeln kann, da sie nur für den Bedarf der Assimi-

35) NAGAMATZ 1887 Arb. Würzburg **3** 389.
36) BASTIT 1891 Rev. gén. de bot. **3** 522. JUMELLE 1892 Rev. gén. de bot. **4** 166. (ILJIN 1923 Flora **16** 360. — CO_2-Assimilation und Wassermangel.)
37) KLEBS 1888 Unters. Tübingen **2** 489.
38) PANTANELLI 1904 Jahrb. wiss. Bot. **39** 167. TREBOUX 1903 Flora **92** 49.
39) 1918 Ber. Bot. Ges. **36** (9).

lation während ganz kurzer Zeit ausreichen und somit im Haushalt der Pflanze keine Rolle spielen kann.]

Entstehung des Chlorophylls. In den Spaltöffnungen haben wir eine Einrichtung der Pflanze kennen gelernt, die in ihrer Funktion vielfach von äußeren Momenten abhängt. Ihre Abhängigkeit von der Außenwelt wird noch dadurch vergrößert, daß diese auch die Entwicklung der Spaltöffnungen beeinflußt. Es sei hier nur erwähnt, daß in der Dunkelheit die Spaltöffnungen unvollkommen ausgebildet werden. Aehnlich verhält es sich mit dem Chlorophyll; seine Entstehung und seine spätere Funktion ist in hohem Grade von äußeren Umständen abhängig. Bekannt ist ja die Tatsache, daß nur bei Algen[40]) und anderen Kryptogamen sowie keimenden Koniferen[41]) das Chlorophyll im Dunkeln auftreten kann, während alle höheren Pflanzen im Dunkeln nur eine farblose Vorstufe des Chlorophylls (Leukophyll) bilden, die bei Beleuchtung auch toter Pflanzenteile in Chlorophyll übergeht[42]). Auch wird das Chlorophyll im Dunkeln bald langsam, bald schnell zersetzt, es ist also in seiner Entstehung wie in seinem Bestand im allgemeinen vom Licht abhängig. Uebrigens genügt die kurze Einwirkung einer schwachen Lichtquelle (5–10″ lange Wirkung des diffusen Tageslichtes), um die Ergrünung der Chloroplasten auch bei nachherigem Aufenthalt im Dunkeln herbeizuführen. In quantitativer Hinsicht hat Liro gefunden, daß die Geschwindigkeit der Chlorophyllbildung der Beleuchtungsdauer und der Lichtintensität, d. h. der „Lichtmenge" proportional ist. — Daß sichtbare Strahlen aller Wellenlängen, wenn auch mit verschiedener Geschwindigkeit das Ergrünen bedingen, zeigte Reinke[43]), und Schmidt[44]) fand bei Verwendung von Farbfiltern, daß auch für die Wirkung der einzelnen farbigen Strahlengruppen das Lichtmengengesetz gilt. Allgemein zeigten die Spektralbezirke die stärkste Wirkung, die vom Chlorophyll am stärksten absorbiert werden. Hieraus schließt der Verf, daß einmal gebildetes Chlorophyll kraft seiner Absorptionsfähigkeit für Licht „autokatalytisch" weiteres Leuko- in Chlorophyll überführt. Zur Ausbildung des Chlorophylls ist auch eine nicht zu niedrige Temperatur erforderlich, denn zwischen 0° und 5° C tritt am Licht nur eine Vermehrung des schon vorhandenen gelben Farbstoffes ein[45]), und auch die Koniferenkeimlinge ergrünen im allgemeinen nur bei Temperaturen, die oberhalb 9° C liegen.

Assimilation und O_2. An die Kohlensäure reihen wir den Sauerstoff an. Es gibt eine ganze Anzahl von Tatsachen, die beweisen, daß zum Beginn der Assimilation nachweisbare Spuren von Sauerstoff nicht vorhanden zu sein brauchen. In dem oben (S. 174) angeführten Assimilationsversuch in faulendem Hämoglobin fehlt zuverlässig freier Sauerstoff, und doch beginnt die CO_2-Zerlegung in einem solchen Medium; mit ihrem Einsetzen hört dann freilich das Experiment schon auf, da ja damit Sauerstoff gegeben ist. Durch Studien von Ewart[46]) haben wir indes die Fähigkeit gewisser Pflanzenpigmente kennen gelernt, Sauerstoff locker zu binden, und es liegt der Gedanke nahe, daß diese Eigenschaft weiter verbreitet sei, als man gewöhnlich annimmt, daß also auch in Versuchen wie dem angeführten zwar kein freier,

40) Heinricher 1883 Ber. Bot. Ges. **1** 441. Schimper 1885 Jahrb. wiss. Bot. **16** 1.

41) Burgerstein 1900 Ber. Bot. Ges. **18** 168.

42) Wie es scheint, wird zunächst eine gefärbte Vorstufe des Chlorophylls gebildet, das Chlorophyllogen. Dieses liefert aber statt Chlorophyll leicht auch ein Zersetzungsprodukt, das Protochlorophyll. In allen Auszügen aus etiolierten Pflanzen, die nicht sorgfältig abgetötet wurden, findet sich demnach stets Protochlorophyll. Liro 1908 Annal. Acad. Fennicae Ser. A 1. Monteverde u. Lubimenko 1912 Biol. Cbl. **31** 449. — Vgl. auch Mansky 1922 Biochem. Zeitschr. **132** 18.

43) Reinke 1893 Sitzungsber. Berlin 527.

44) 1914 Beitr. z. Biol. **12** 269 (hier Literatur). Ob die Abgleichung der Spektralbezirke auf gleiche Intensität einwandfrei war, entzieht sich unserer Kenntnis.

45) Elfving 1880 Arb. Würzburg **2** 495. Vgl. auch Iwanoff 1922 Biochem. Zeitschr. **131** 140.

46) Ewart 1897 Journal of the Linn. Society; Botany **31** 554.

wohl aber locker gebundener Sauerstoff der Pflanze zur Verfügung steht.

Für die Bejahung dieser Frage sprechen sich auch WILLSTÄTTER und STOLL[47]) aus. Sie fanden, daß die einen Blätter (Pelargonium) sehr empfindlich, die anderen (Cyclamen) weniger empfindlich gegen O_2-Mangel sind. Sie schließen, daß den Zellen normalerweise freier und mit diesem im Gleichgewicht stehender locker (dissoziabel) gebundener O_2 zur Verfügung steht. Entzieht man verdunkelten Blättern nur den freien O_2, so sind sie, wenigstens die gegen O_2-Entzug widerstandsfähigen, imstande bei Belichtung alsbald intensiv zu assimilieren. Bewirkt man aber durch längeren Entzug des freien Sauerstoffes den Zerfall der dissoziablen O_2-Verbindung, und den Verbrauch des O_2 aus dieser, so ist nunmehr bei Wiederbelichtung die Assimilation sistiert, um erst nach einiger Zeit, allerdings geschwächt, wieder einzusetzen. Diese hypothetische O_2-Verbindung soll vielleicht jenes Enzym sein, das in den Assimilationsmechanismus eingreift (S. 213).

WARBURG[48]) entdeckte dann später bei seinen Chlorellaversuchen die merkwürdige Tatsache, daß bei O_2-Drucken zwischen $^1/_{50}$ und einer Atmosphäre die Assimilation sich hebt, wenn der O_2-Druck sinkt, vielleicht weil die Assimilate durch den O_2 zu CO_2 rückoxydiert werden, vielleicht auch, weil der O_2 in stärkerer Konzentration als Akzeptor fungiert und an Stelle des CO_2-Derivates mit dem „photochemischen Primärprodukt“ (S. 192) reagiert.

Von einer **Inaktivierung der Chloroplasten**[49]) spricht man, wenn die Kohlensäurezerlegung durch irgendwelche Faktoren inhibiert wird, die andere Prozesse in der Pflanze, z. B. die Atmung, nicht aufheben und die auch den Chloroplasten nicht sichtbar schädigen, so daß er nach Aufhebung der inaktivierenden Faktoren seine Tätigkeit wieder aufnehmen kann. In dieser Weise wirken eine ganze Reihe von Stoffen: Anästhetika und Antipyretika, Säuren und Alkalien. Auch die Kohlensäure in höherer Konzentration hat denselben Erfolg, und auch eine Anhäufung von Kohlehydraten beim Assimilationsprozeß führt zur temporären Inaktivierung der Chloroplasten (S. 193). Demnach soll eine solche Inaktivierung auch unbeabsichtigt bei Assimilationsversuchen eintreten, z. B. wenn man mit abgeschnittenen Blättern arbeitet, bei denen die Ableitung der Assimilate fehlt[50]).

Schließlich wäre noch extreme Temperatur und hohe Insolation zu nennen, auf die wir alsbald zurückkommen.

Eine eigenartige, durch Stärkebildung bedingte Inaktivierung der Chloroplasten fand HENRICI[51]). Nach ihr liegt die Temperatur- und Lichtschwelle für die Assimilation tiefer als für die Stärkebildung. Läßt man entstärkte Blätter bei tiefen Temperaturen (schwachem Licht) assimilieren, so steigt mit der Temperatur (Belichtung) die Assimilation, dabei wird zunächst Zucker, keine Stärke gebildet. Mit weiter steigender Temperatur (Licht) aber senkt sich die Assimilation wieder, während nunmehr Stärke entsteht. Diese zweigipflige Assimilationskurve bedarf weiterer Prüfung. Bei „Zuckerblättern“ fehlt naturgemäß der zweite Gipfel.

47) S. 172 Anm. 9. — Die Autoren verdrängen den O_2 durch Durchleiten von Stickstoff, nicht Wasserstoff, den sie im Gegensatz zur landläufigen Auffassung nicht für physiologisch indifferent halten.

48) Biochem. Zeitschr. 1920 **103** 193.

49) EWART 1896 ebenda **31** 364. PANTANELLI 1904 Jahrb. wiss. Bot. **39** 167.

50) Vgl. SAPOSCHNIKOFF (1895 Bot. Cbl. **63** 246 Ref. d. russ. Arb. v. 1894) und die auffallenden Angaben bei BROWN u. ESCOMBE 1905 Proc. Roy. Soc. B **76** 54. — Kritik bei MEYER u. DÉLÉANO 1913 Zeitschr. f. Bot. **5** 214. — Einer Angabe von KEGEL (1905 Diss. Göttingen) zufolge soll Chloroform und Aether auch stimulierend wirken. Daß hier indes Fehler in der Versuchsmethode vorliegen, hat SCHROEDER gezeigt (1909 Flora **99** 156). Nach IRVING (1911 Ann. of Bot. **25** 1077) wirken schon geringe Dosen von Chloroform schädlich. Ueber die schädigende Wirkung der schwefligen Säure: NEGER 1916 Ber. Bot. Ges. **34** 386. Ueber Hemmung der Gasblasenausscheidung durch Sulfit ($Na_2S_2O_3$): NOACK 1920 Zeitschr. f. Bot. **12** 340.

51) 1917 Verh. naturf. Ges. Basel **32** 107.

Sehr beachtenswert sind WARBURGS[52]) Ergebnisse über Hemmung der Assimilation durch Narkotika, die deren Adsorbierbarkeit parallel geht. In der homologen Reihe der Urethane hemmt eine Lösung des am schwächsten adsorbierbaren Methylurethans die Assimilation in einer Konzentration von 400 Millimolen pro Liter um denselben Betrag, wie es das stark adsorbierbare Phenylurethan schon in einer Konzentration von $^1/_2$ Millimol im Liter tut Und verwendet man dasselbe Urethan in wechselnder Konzentration, so zeigt die Kurve, die die Assimilationshemmung darstellt, denselben Verlauf, wie die Adsorptionsisotherme, Tatsachen, die die Annahme unseres Autors stützen. daß die hemmende Wirkung auf einer Veränderung von Grenzflächen beruht. Ein wesentliches Glied im Assimilationsverlauf sind eben Reaktionen an Grenzflächen, die nicht ungestraft verändert werden dürfen. Daß die Schädigung der Assimilation durch Blausäure auf ganz anderen Ursachen beruht — Hinderung der Ueberführung der CO_2 in reaktionsfähige Form — ist schon erwähnt (S. 193).

Als Solarisation bezeichnet URSPRUNG[53]) die an Bohnenblättern von ihm beobachtete Erscheinung, daß nach einiger Zeit — um so früher, je stärker die Belichtung — die Chlorophyllkörner aufhören, Stärke zu bilden, während die Auflösung der Stärke weitergeht. Bei dauernder Sonnenbeleuchtung war die Stärkereaktion nach 5 Stunden intensiv, nach 9 Stunden war sie beinahe wieder verschwunden. URSPRUNG schließt, daß die Pflanzen unserer Breiten dauernder Sonnenbeleuchtung nicht angepaßt sind. — Ob aber der Stärkeschwund mit Rohrzuckerbildung (S. 196) zusammenhängt, ist noch zu untersuchen.

Assimilation und Temperatur. Auch die Temperatur beeinflußt den Assimilationsprozeß in hohem Maße. Die Feststellung der quantitativen Abhängigkeit der Assimilation von der Temperatur ist indes keine leichte, weil neben der Bildung von Assimilationsprodukten immer deren Zerlegung durch die Atmung einhergeht, und weil diese in anderer Weise von der Temperatur abhängig ist als jene. Gute Versuche auf diesem Gebiet rühren von MATTHAEI[54]) her. Sie wurden bei künstlicher Beleuchtung an abgeschnittenen Blättern des Kirschlorbeers nach der KREUSLERschen Methode gewonnen.

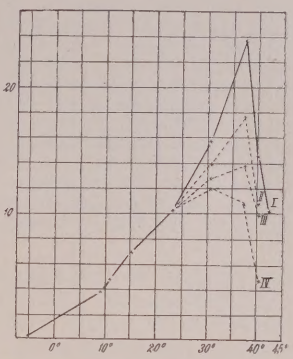


Fig. 32. Abhängigkeit der Assimilation von der Temperatur. Nach MATTHAEI.

Die Blätter blieben zunächst $1^1/_2$ Stunden lang in der zu untersuchenden Temperatur; dann wurde die CO_2-Zerlegung pro Stunde bestimmt, und zwar bei kräftigem Licht und guter CO_2-Versorgung, so daß von äußeren Faktoren nicht diese, sondern die Temperatur begrenzend wirkte. Die Fig. 32 gibt die Resultate in graphischer Darstellung. Auf der Abszisse ist die Temperatur angegeben; die Ordinaten geben die Menge der zerlegten CO_2 in Milligramm pro 50 qcm Blattfläche an. Die ausgezogene Linie entspricht dem Ergebnis der ersten Stunde des Versuchs: Die Menge der zerlegten CO_2 steigt zunächst mit der Temperatur, um dann oberhalb von 37,5° C so rasch abzufallen, daß etwa bei 45° keine Assimilation mehr stattfindet; unterhalb von 0° ist eine schwache CO_2-Zerlegung etwa bis —5° zu bemerken. In ähnlicher Weise hängen manche andere Funk-

52) Siehe S. 193, und 1920 Biochem. Zeitschr. **103** 196; 1922 Zeitschr. f. Elektrochemie **28** 70.

53) 1817 Ber. Bot. Ges. **35** 57.

54) MATTHAEI 1904 Phil. Transactions B **197** 47.

tionen der Pflanze von der Temperatur ab, und SACHS[55]), der zuerst hierauf aufmerksam machte, nannte die Temperatur, bei der die betreffende Funktion beginnt, das Minimum, die der höchsten Leistung entsprechende Temperatur Optimum, endlich die Temperatur, bei der die Funktion ausklingt, Maximum. Minimum, Maximum und Optimum bezeichnete er als Kardinalpunkte. Viele Untersuchungen sind seitdem sowohl bei der Kohlensäureassimilation[56]), als auch bei anderen Lebensprozessen der Pflanze ausgeführt worden, um die Lage dieser Kardinalpunkte zu bestimmen. Aus den Untersuchungen von MATTHAEI geht aber hervor, daß diese Punkte überhaupt keine feste Lage haben. Bei niedrigen Temperaturen stimmen die Werte für die CO_2-Assimilation in sukzessiven Stunden ziemlich gut überein; das Blatt arbeitet also mit gleichbleibender Energie. Oberhalb von 23,7° aber bemerkt man ein stetiges Fallen der Assimilationsgröße von Stunde zu Stunde. Dieses findet seinen Ausdruck in den gestrichelten Linien *II*, *III* und *IV* der Fig. 32, die die Assimilation 1 bzw. 2 oder 3 Stunden nach der ersten Bestimmung darstellen. Die Folge dieses bei höheren Temperaturen rasch zunehmenden Abfalls ist dann, daß das Optimum, das bei der ersten Ablesung auf 37,5° C lag und bei einer Bestimmung nach kürzerer Einwirkung der Temperatur wohl noch höher gefunden worden wäre, sich allmählich nach niederen Temperaturen verschiebt: 30,5° C in Kurve *IV*. Ein „Zeitfaktor" kompliziert also hier die Sachlage.

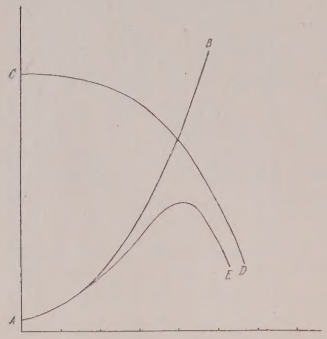


Fig. 33.

Eine theoretische Interpretation der Assimilationskurve gibt BLACKMAN[57]). Nachdem schon von KANITZ[58]) darauf aufmerksam gemacht worden war, daß unsere Kurve *I* zwischen 0° und 37° der VAN 'T HOFFschen Regel von der Abhängigkeit der Reaktionsgeschwindigkeit chemischer Prozesse von der Temperatur entspreche, suchte BLACKMAN zu zeigen, daß diese Kurve der Ausdruck zweier entgegengesetzt verlaufender Prozesse ist. Die Kohlensäureassimilation müßte als ein chemischer Prozeß sich etwa in der Weise mit der Temperatur steigern, wie das die Kurve *AB* in Fig. 33 ausdrückt. Nun hat aber die Temperatur noch einen zweiten Erfolg, sie „inaktiviert" den Chloroplasten. Je höher die Temperatur ist, desto rascher wird diese Inaktivierung vollständig; ganz willkürlich können wir die Inaktivierungskurve durch die Linie *CD* unserer Figur darstellen. Durch gleichzeitige Einwirkung der steigernden und der retardierenden Wirkung der Temperatur kommt dann eine „Optimumkurve" *AE* zustande, wie sie tatsächlich beobachtet wurde.

55) SACHS 1860 Jahrb. wiss. Bot. **2** 338.
56) Besonders von KREUSLER 1890 Landw. Jahrb. **19** 649.
57) BLACKMAN 1905 Ann. of Bot. **19** 281 (vgl. auch JOST Biol. Cbl. **26** 225).
58) KANITZ 1905 Zeitschr. f. Elektrochemie (vgl. auch Biol. Cbl. **27** 11). 1915 Temperatur und Lebensvorgänge. Berlin.

Weitere Untersuchungen[59]) beschäftigen sich mit der genauen Feststellung des Temperaturkoeffizienten für 10° (q_{10}) und finden, daß er mit steigender Temperatur fällt. So hatten BLACKMAN und SMITH (1911) ihn für Helodea gefunden

zwischen 7 und 13° = 2,05
„ 13 „ 21° = 1,35

Bei Chlorella fällt q_{10} nach WARBURG[52]) im Intervall von 5—32° von 4,3 auf 1,6, also sehr beträchtlich. (OSTERHOUT findet für die Meeresalge Ulva 1,81.) Weiter führt WARBURG aus, daß bei hoher Strahlungsintensität und zwischen 15 und 25° der Koeffizient q_{10} etwa = 2 ist, daß also hier eine chemische, nicht photochemische Reaktion den Gang der Assimilation bestimmt, und zwar soll es nach WARBURG jene Teilreaktion sein, welche CO_2 in einen stark adsorbierbaren Akzeptor verwandelt, und die er als BLACKMANsche Reaktion bezeichnet (S. 192).

Ganz anders bei schwacher Beleuchtung; MATTHAEI veröffentlicht in ihrer schon herangezogenen Arbeit Assimilationskurven, die zeigen, daß bei einer niedrigen, mit 1 bezeichneten Bestrahlung die Kurve zwischen 5 und 25° kaum mehr ansteigt, sondern der Abszisse nahezu parallel läuft, bei einer doppelt so starken Belichtung steigt sie bis ca. 10° scharf an, um dann fast horizontal weiter zu laufen, während sie bei stärkerer Beleuchtung mit der Temperatur, wie oben erwähnt, noch weiter ansteigt. Mit BLACKMAN können wir sagen, daß unzureichende Lichtzufuhr die Assimilationsenergie begrenzt und verhindert, daß höhere Temperaturen sich noch günstig auswirken können. Mit WARBURG können wir sagen, daß bei niederer Bestrahlungsintensität nicht mehr jene chemische Reaktion (Akzeptorbildung) den Gang der Assimilation beschränkt, vielmehr ist Akzeptor stets im Ueberschuß vorhanden und die Assimilationsgeschwindigkeit abhängig nicht von einem chemischen, sondern einem photochemischen Prozeß, demjenigen nämlich, in welchem die absorbierte Strahlungsenergie im Chlorophyll Arbeit leistet (photochemischer Primärvorgang). Für photochemische Reaktionen aber sind niedrige Koeffizienten kennzeichnend, oder aber — dafür finden sich Beispiele bei WARBURG — sie sind z. B. zwischen 10° und 20° ganz unabhängig von der Temperatur.

Die Frage, wie sich der Temperatureinfluß auf die Assimilation bei niedriger CO_2-Konzentration äußert, dürfte noch nicht hinreichend studiert sein, einige Angaben finden sich bei WARBURG l. c.

Es ist nun noch der wichtigen Untersuchungen von WILLSTÄTTER und STOLL[60]) über die verschiedene Beeinflussung der Assimilationsenergie durch die Temperatur bei dunkelgrünen Sippen einerseits und gelbgrünen, d. h. chlorophyllarmen Sippen derselben Spezies andererseits zu gedenken (z. B. Sambucus nigra, Ulmus sp.). In Fortführung der früheren Befunde von LUBIMENKO[61]) und PLESTER[62]), welche mangelnde Proportionalität zwischen Chlorophyllgehalt und Assimilationsenergie gefunden hatten, ermittelten sie, daß dieselben Chlorophyllmengen der gelbgrünen Blätter unter günstigen Assimilationsbedingungen wohl 10—20mal mehr CO_2 zerlegen als die der dunkelgrünen Blätter. Sie schlossen daraus, daß nicht nur die Chlorophyllmenge, sondern noch ein anderer „protoplasmatischer" Faktor die Assimilation maßgeblich beeinflußt; sie nehmen an, daß es sich um ein „Enzym" handle, welches die durch die Arbeit des Lichtes peroxydisch umgewandelte Kohlensäurechlorophyllverbindung, deren Existenz diese Forscher annehmen (vgl. S. 191), zerlegen soll. Unter bestimmten gleichen Bedingungen bedingt nämlich bei den dunkelgrünen Pflanzen Erhöhung der Temperatur, nicht aber des Lichtes Erhöhung der Assimilation; Temperatur ist also „begrenzender Faktor", während umgekehrt bei den gelbgrünen Formen

59) Weitere Literatur bei SMITH 1919 Ann. of Bot. **33** 517. Hier eine kritische Diskussion, die zeigt, daß da, wo andere Autoren erheblich kleinere Werte als 2 gefunden haben, häufig nicht für genügende Zufuhr von Licht oder CO_2 gesorgt war. Vgl. dazu auch SCHROEDER 1917 S. 154 zit. in Anm. 82 S. 189.

60) S. 172 Anm. 9.

61) 1908 Rev. gén. bot. **20** 162.

62) 1912 Beitr. z. Biol. d. Pflanzen **11** 249.

Erhöhung des Lichtes, nicht aber der Temperatur die Assimilation steigert, hier ist also Licht begrenzender Faktor; und das wird damit erklärt, daß in den gelbgrünen Blättern das Enzym im Ueberschuß ist, seine Wirkung aber durch die geringe Menge Chlorophyll begrenzt wird, und daß mehr Lichtzufuhr die Wirksamkeit des letzteren erhöht. Bei den dunkelgrünen Blättern aber ist das Chlorophyll im Ueberschuß und darum hier Temperaturerhöhung, die die Wirkung des den Vorgang begrenzenden Enzyms erhöht, von Erfolg gekrönt.

Noch ein Wort über die untere Temperaturschwelle für die Assimilation; es werden vielfach ganz auffallend tiefe Werte angegeben, zumal für Flechten. Henrici setzt die Schwelle für Flechten auf -20^{0}, für alpine Schattenpflanzen auf -16, für alpine Sonnenpflanzen höher; aber auch hier soll sie unter 0^{0} liegen. Starke Zellsaftkonzentration und dadurch bedingte tiefe Lage des Gefrierpunktes (falls Tugorsenkung vorhanden ist) soll diese tiefe Lage der Schwelle ermöglichen (vgl. auch Matthaeis Kurve für Kirschlorbeerblätter Fig. 32).

Wie ersichtlich, ist für alle diese Anschauungen kennzeichnend, daß sie die Wirkung der äußeren im Experiment variierbaren Faktoren mit den inneren, in der Pflanze herrschenden in Beziehung zu setzen suchen, wenn auch vorläufig noch in vielfach hypothetischer Weise, daß sie ferner dadurch die Erkenntnis vertiefen, daß sie den Assimilationsvorgang nicht einheitlich auffassen, sondern zerlegen in Teilreaktionen, bei welchen das Licht arbeitet, und andere Dunkelreaktionen, die mit ersteren verkoppelt sind[63]).

Es geht ferner aus allem deutlich hervor, daß wir, um den Einfluß eines Faktors zu studieren, nicht anders vorgehen können, als im Versuch diesen variabel, alle anderen, soweit es überhaupt möglich ist konstant zu halten, daß es aber durchaus erforderlich ist, den variablen Faktor in vielfachen Versuchen zu kombinieren mit konstant gehaltenen von verschiedener Intensität. Sahen wir doch, daß der Gang der Temperatur auf den Assimilationsvorgang ganz anders wirkt, wenn wir ihn mit hoher als wenn wir ihn mit geringer Lichtintensität kombinieren, und gleiches gilt für alle anderen, äußeren wie inneren Faktoren, die auf die Assimilation von Einfluß sind.

Die Tatsache, daß ein Faktor je nach seinem Zusammenwirken mit anderen ganz verschiedenen Einfluß haben kann, wird uns auch wieder klar entgegentreten, wenn wir uns endlich dem Einfluß des Lichtes auf die Assimilation zuwenden, dies also zum variablen Faktor machen.

Assimilation und Lichtintensität. Die Tatsache, daß die Assimilation in engstem Zusammenhang mit dem Licht steht, ist außerordentlich leicht festzustellen; an jedem Helodeasproß läßt sie sich demonstrieren (vgl. S. 186). Die Gasblasenausscheidung nimmt sichtlich ab, wenn man die Pflanze der Rückwand eines Zimmers nähert, und hört ganz auf bei einer Beleuchtung, die von unserem Auge durchaus noch nicht als „Dunkelheit" empfunden wird. Diese schon früher angeführten Tatsachen sind aber strenge genommen nicht voll beweisend. Denn es geht ja, wie wir gesehen haben, in jeder grünen Zelle neben der CO_2-Zerlegung eine CO_2-Bildung durch die Atmung einher. Der Prozeß der Atmung ist aber von der Beleuchtung so gut wie unabhängig[64]); er dauert also bei Lichtverminderung mit gleicher Intensität fort, wie am direkten Sonnenlicht. So muß also eine Lichtintensität existieren, bei der die Assimilation nur so viel CO_2 zerstört, als die Atmung liefert, und dann treten keine

63) So auch Smith 1919 zit. in Anm. 59.

64) Vgl. aber Warburg (1922 Zeitschr. physik. Chemie **102** 235), der ausführt, daß bei Chlorella infolge der Vermehrung oxydabler Substanz durch die Assimilation die Atmung während der Belichtung größer sein dürfte als im Dunkeln. Weitere Literatur über diesen Punkt in Kap. 15.

Gasblasen mehr aus Helodea aus, dann weist auch die besonders empfindliche Bakterienmethode im allgemeinen keine Assimilation mehr nach — nur durch quantitative chemische Methoden ist ihre Existenz dann noch sicherzustellen, wenn man die Atmungsgröße des betreffenden Pflanzenteiles kennt. Bei noch weitergehender Lichtverminderung verrät sich schließlich die Assimilation nur noch durch eine Verminderung der Atmungsgröße, und erst wenn die Atmungsgröße konstant geworden ist, hat die Assimilation ganz aufgehört.

Die Lichtintensität, bei der bei einer bestimmten Temperatur die Atmung gleich der Assimilation ist, nennt man, wie schon gesagt, den Kompensationspunkt. Er liegt bei ganz auffallend verschiedenen Lichtintensitäten; bei Spirogyra bei 174, bei Helodea bei nur 2 bis 17 HK. (Temperatur 20°). Er wechselt stark mit Temperatur und Jahreszeit. Ein Zusammenhang mit der spezifischen Atmungsgröße der Pflanzen läßt sich nicht nachweisen. Hohe Lage des Kompensationspunktes fällt keineswegs mit starker spezifischer Atmung zusammen[65]).

Was das Minimum der Lichtintensität, das noch CO_2-Zerlegung herbeiführt, angeht, so ist zu erwarten, daß die einzelnen Arten in diesem Punkt Differenzen aufweisen. Es ist ja eine bekannte Tatsache, daß die meisten Pflanzen im Zimmer nicht gedeihen wollen, und das liegt meistens an den mangelhaften Beleuchtungsverhältnissen unserer Wohnräume. Wenn nun einzelne Pflanzen, wie Clivia, Aspidistra, doch im Zimmer gedeihen, so könnte man daraus schließen wollen, sie hätten ein niedrigeres Beleuchtungsminimum als andere Pflanzen. Tatsächlich fand auch Lubimenko, daß die Sonnenpflanze Robinia ein 25mal so starkes Licht braucht als die Buche, um mit der Assimilation anzuheben; die Lärche, ein Sonnenbaum, braucht 10mal so viel Licht dazu als der Schattenbaum Eibe. Bei diesen Versuchen war immer die Lichtintensität so niedrig, daß die Assimilation von der Atmung stark übertroffen wurde. Allgemein zeigte sich beim Vergleich von Sonnen- und Schattenblättern von ähnlichem Bau, daß letztere geringere Lichtmengen ausnutzen konnten als erstere, und Lubimenko führt das auf stärkere Konzentration des Chlorophylls in den Chloroplasten der Schattenpflanzen zurück[66]) (S. 184).

Ein anderer Grund ist es aber noch, der bedingt, daß Schattenpflanzen, deren geringe tägliche Produktion an Trockensubstanz wir schon erwähnten, bei geringer Lichtintensität gedeihen: sie haben eine geringe Atmung, also wenig Verlust an organischer Substanz und dementsprechend ein geringeres Bedürfnis an Neubildung derselben. Sinapis (Sonnenpflanze), die z. B. bei 20° mindestens 6 mg CO_2 pro Stunde und 50 qcm Oberfläche zerlegt, bildet durch Atmung ca. 0,8 mg CO_2 in derselben Zeit. Oxalis, eine Schattenpflanze, zerlegt nur 0,8 mg CO_2 und produziert bei der Atmung nur 0,15 mg CO_2 (Boysen-Jensen zit. in Anm. 117 S. 198; Mayer 1892 Versuchsstat. **40** 212).

Mit dem Steigen der Lichtintensität wächst auch die CO_2-Assimilation. Alle neueren Autoren Smith, Boysen-Jensen, Warburg, Harder u. a. sind darin einig, daß die Assimilationskurve zuerst proportional der Lichtintensität steigt, dann allmählich flacher wird, d. h. mehr und mehr unabhängig von der Lichtintensität, um dann gegebenenfalls wieder abzufallen, wenn das Licht allzuhell wird[67]). Im übrigen verläuft sie ganz verschieden, steiler oder flacher, senkt sich früher oder später, je nach dem Außmaß der äußeren Faktoren, nach der Struktur des Blattes, dem Chlorophyllgehalt, der dadurch bedingten Durch-

65) Plätzer 1917 Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg **45** 31. Vgl. auch Harder 1923 Zeitschr. f. Bot. **15** 305.

66) Die Versuche Lubimenkos wurden unter recht unnatürlichen Bedingungen — bis 8 Proz. CO_2 — angestellt, und sind wegen des großen Interesses, das sie bieten, revisionsbedürftig.

67) Auch für die Lichtkurve gilt also nach Harder[23]) dasselbe, wie für die CO_2-Kurve; sie läuft nicht so, wie Blackman meinte, daß sie einen scharfen Knick hat da, wo das Licht aufhört, begrenzender Faktor zu sein, aber auch nicht ganz entsprechend der Mitscherlich-Bauleschen Formulierung, derart, daß der Geschwindigkeitszuwachs der Assimilation proportional ist dem jeweils am Höchstwert fehlenden Betrag. Sie steigt jedenfalls bei Harders Objekten (Algen, Wassermoosen) zuerst rascher, wird endlich flacher, als es jener Formulierung entspricht (nähert sich also etwas mehr der Blackmanschen Kurve.

leuchtung[68]) und je nach spezifischen Eigenarten des Protoplasmas. Daß bei höheren Lichtintensitäten die Proportionalität nicht mehr besteht, hat also mehrere Gründe. Erstens wirkt hohe Lichtintensität gerade wie hohe Temperatur inaktivierend auf das Chlorophyll; PANTANELLI fand z. B. für Helodea, daß bei der Lichtintensität 1 (= Sonnenlicht) und $^1/_4$ die Kohlensäurezerlegung 50 Minuten lang mit gleicher Geschwindigkeit vor sich geht, während sie bei der Lichtintensität 4 schon nach 15 Minuten einen starken Rückgang aufweist. Zweitens kann trotz steigender Lichtintensität die CO_2-Zerlegung konstant bleiben, weil der Zufluß von Kohlensäure nicht ausreicht, um eine weitere Steigerung der Assimilation zu ermöglichen. Hierauf führt, wie oben schon gesagt, LUNDEGÅRDH den mangelnden Aufstieg der Lichtkurve bei Schattenpflanzen zurück. Drittens kann die Temperatur einen beschränkenden Einfluß ausüben, oder auch zu geringfügiger Chlorophyllgehalt, so nach LUBIMENKO z. B. bei jungen hellgrünen Eibennadeln. Wenn bei Kombination von ziemlich hoher Temperatur mit kräftiger Beleuchtung die Tätigkeit der Chloroplasten von Schattenblättern geschwächt wird, im Gegensatz zu denen der Sonnenblätter, so führt das LUBIMENKO auf eine „Ueberheizung der ersteren" zurück. Das Optimum der Assimilation zeigt sich somit bei Schattenpflanzen da, wo das Produkt aus Lichtintensität und Temperatur nicht zu groß ist. Sonnenpflanzen mit hellgrünen, sich weniger stark erwärmenden Chloroplasten vertragen ein höheres Produkt aus beiden Faktoren. — Durch den an erster Stelle genannten inaktivierenden Einfluß des Lichtes wird die Kurve der Abhängigkeit der Assimilation von der Beleuchtung die Gestalt einer „Optimumkurve" annehmen, und ihr Gipfelpunkt wird mit der Zeit auf niedrigere Lichtintensitäten rücken. Der Einfluß einer ungenügenden Versorgung mit CO_2 oder einer niedrigen Temperatur wird sich darin äußern, daß die Kurve anfangs der Lichtintensität proportional steigt und dann nach und nach horizontal wird[69]).

Begrenzende Bedingungen. Die BLACKMANsche Lehre von den „limiting factors", der wir schließlich noch einige allgemeine Bemerkungen widmen, hat einen ganz wesentlichen Fortschritt gebracht; sie darf allerdings nicht so aufgefaßt werden, als ob nur ein einziger Faktor, der „im Minimum" befindliche, jeweils die Intensität der Assimilation bestimmt. Vielmehr ist die Assimilationsgeschwindigkeit stets abhängig von dem Ausmaß und dem Zusammenwirken aller Faktoren, äußerer wie innerer, die überhaupt den Assimilationsmechanismus und sein Substrat beeinflussen. Wir machen uns das wohl am besten klar, wenn wir annehmen, daß in einem Versuch bis auf zwei Faktoren alle anderen im Ueberschuß und im günstigen, konstant gehaltenen Ausmaß vorhanden seien. Von den restlichen zwei, sagen wir der Belichtung und der Kohlensäurezufuhr, sei der eine, die Kohlensäure, variabel, und zwar zu Beginn des Versuches im absoluten Minimum, d. h. gar nicht vorhanden, der andere, das Licht, konstant und zu Beginn des Versuches gegenüber der Kohlensäure auch im Ueberschuß, aber doch nicht in so großem Ueberschuß, wie die anderen konstanten Faktoren. Mit beginnender Zufuhr von Kohlensäure wird nun, sobald die Schwelle überschritten ist, die Assimilation einsetzen. Wenn dann jeweils nur ein einziger Faktor im Minimum wäre, müßte zuerst die Kurve mit steigender Kohlensäurezufuhr schräg ansteigen als Gerade — in diesem Gebiet wäre nur die Kohlensäure begrenzend und erhöhte Zufuhr keines anderen Faktors könnte die Assimilation steigern. Dann käme eine Zeit, wo plötzlich das Licht begrenzender Faktor, und zwar einziger begrenzender Faktor wird, die Kurve würde einen scharfen Knick zeigen und von da der Abszisse parallel laufen. Tatsächlich aber läuft solche

68) LUBIMENKO findet z. B., daß sich die Assimilation von Koniferennadeln vervierfacht, von Birken- oder Lindenblättern nur verdoppelt, wenn man von diffusem Licht zur Sonnenbeleuchtung kommt.

69) Vgl. BLACKMAN u. SMITH 1911 Proc. Roy. Soc. B 83 389.

Kurve anders: Zwar steigt sie bei einsetzender und allmählich steigender Kohlensäurezufuhr zuerst annähernd proportional der Kohlensäurekonzentration an den Reaktionsorten an, und solange das der Fall ist, würde nur erhöhte Kohlensäurezufuhr, aber nicht Verstärkung eines anderen Faktors die Assimilation steigern können, genau gesagt, nicht in erheblichem Maße. Das ist, wie WARBURG sagt, die Zone niederer Intensität der CO_2-Zufuhr. — Dann wird die Kurve allmählich flacher und flacher und geht, wie wir gehört haben, ohne scharfen Knick allmählich in eine Partie über, in der sie der Abszisse nahezu parallel verläuft. Sobald sie diese Richtung hat, sind wir in WARBURGS Zone hoher Intensität der CO_2-Zufuhr, wo die Assimilation von ihrer weiteren Erhöhung so gut wie unabhängig ist (wenn wir schädigende Konzentrationen hier außer acht lassen) und in der im wesentlichen, praktisch genommen, nur das Licht allein begrenzender Faktor ist, und Steigerung eines anderen Faktors die Assimilation nicht weiter steigern könnte. Zwischen diesen beiden Teilen niederer und hoher Intensität liegt aber eine Zone mittlerer Intensität, in der sowohl Licht wie auch Kohlensäure, nicht nur theoretisch, sondern auch praktisch begrenzend wirken, zwar nicht beide an jeder Stelle dieser Zone gleichermaßen, vielmehr wird in der der Zone niederer Intensität benachbarten Hälfte der mittleren Zone die Kohlensäure stärker begrenzen, in der anderen, dem horizontalen Kurventeil benachbarten Hälfte der Zone mittlerer Intensität das Licht stärker, und in der Mitte der Zone mittlerer Intensität, da etwa, wo BLACKMAN den Knick der Kurve vermutet, würden beide Faktoren im gleichen Maße begrenzend wirken. Dieser Punkt ist nach HARDER [23]) auch derjenige, in welchem das Produkt aus Kohlensäure- und Lichtzufuhr, das eine bestimmte Assimilationsgeschwindigkeit bedingt, den kleinsten Wert hat, hier liegt die optimale Konstellation dieser beiden Faktoren.

Im übrigen muß für jede Pflanze und für alle Faktorenkombinationen die Kurve der Assimilation experimentell ermittelt werden, eine theoretische Voraussage der Einzelheiten des Kurvenverlaufes verbietet sich von selbst, da alle inneren und äußeren Faktoren direkte und indirekte Wirkungen haben, die sich bald kreuzen, bald addieren. Kohlensäurezufuhr fördert nicht nur die Versorgung mit diesem Gas, sie bedingt auch Schluß der Stomata; Wärme fördert nicht nur Dunkelreaktionen, sie erhöht auch die Diffusionsgeschwindigkeit der Kohlensäure. Licht fördert nicht nur die Bildung photochemischer Produkte, es bedingt auch Chlorophyllumlagerungen und so Aenderungen der Absorption; die Faktoren können ferner auf die lebende Substanz und erst durch diese auf den Assimilationsmechanismus indirekt wirken usw. Es handelt sich um Dinge von enormer Komplikation, die zeigen, daß theoretische Voraussagen gefährlich sind, und daß es unter allen Umständen praktisch ist, solche Fragen vor allem an einfach gebauten Objekten, wie WARBURG oder HARDER es taten, zu untersuchen, bei denen Diffusion, Lichtbrechung und andere schwer übersehbare Dinge wenigstens keine allzugroße Rolle spielen.

BLACKMAN und MATTHAEI [70]) haben gezeigt, daß in der Natur in diffusem Licht der Mangel an CO_2 das mögliche Assimilationsmaximum nie erreichen läßt. Als sie den CO_2-Gehalt der Luft künstlich erhöht hatten, ergab sich, daß die Temperatur der Blätter die volle Ausnützung des Sonnenlichtes verhindert, und zwar in direktem Sonnenlichte stets, in diffusem Tageslicht nur an kühlen Tagen. An warmen Tagen dagegen reicht in diffusem Licht die Lichtintensität nicht aus, um die bei der hohen Temperatur mögliche maximale Assimilation zu erzielen.

70) BLACKMAN u. MATTHAEI 1905 Proc. Roy. Soc. B **76** 402.

Assimilation und Lichtfarbe. Das Sonnenlicht ist bekanntlich aus Strahlen verschiedener Brechbarkeit, verschiedener Wellenlänge, verschiedener Farbe zusammengesetzt, und dementsprechend hat man schon vor langer Zeit gefragt, ob sie alle in gleicher Weise wirksam sind oder nicht. Ueber diese Frage hat sich eine große Literatur [71]) entwickelt, deren Resultate indes nicht ganz im Verhältnis zu der aufgewandten Arbeit stehen, weil viele Schwierigkeiten zu überwinden sind.

Die ersten Versuche rühren von DAUBENY [72]) her, der die Pflanzen hinter farbigen Gläsern wachsen ließ; diese Methode ist auch jetzt noch sehr brauchbar, zumal da jetzt Gläser fabriziert werden, die nur ganz bestimmte Spektralbezirke, gleichwohl immer ganze Gruppen von Wellenlängen in relativ großer Lichtstärke durchlassen. Statt der Gläser kann man sich auch der Lösungen von Farbstoffen bedienen [73]). Bei anderen Arbeiten legte man den Hauptwert auf die Herstellung eines spektral zerlegten Lichtes; so können exaktere Beziehungen zwischen Wellenlänge und Assimilation gefunden werden. DRAPER [74]) hat das Sonnenspektrum zum erstenmal zu diesem Zweck verwendet; später bedienten sich zahlreiche Forscher [75]) dieser Methode. Sie ist indes nicht immer ohne weiteres als eine exakte zu bezeichnen, denn einmal bringt es die Art der Herstellung des Spektrums mit sich, daß die stärker gebrochenen Lichtstrahlen viel weiter auseinandergelegt werden, so daß eine Fläche gleicher Größe schon aus diesem Grunde in verschiedenen Spektralregionen ungleich wirksam sein muß; andererseits ist vielfach auch zur Erhöhung der Lichtintensität der Spalt des Apparates so sehr erweitert worden, daß das Spektrum nicht mehr für rein gelten konnte. Der erste Fehler läßt sich durch Erzeugung von Normalspektren mit Hilfe eines Gitters vermeiden [76]); REINKE [75]) hat einen Spektrophor genannten Apparat konstruiert, der auch ohne Gitterspektrum zu vergleichbaren Beobachtungen führt.

Uebereinstimmung herrscht nun in bezug auf folgende Punkte in allen Untersuchungen, wobei zunächst die Frage, wieviel Prozent der Strahlung von den Blättern absorbiert, reflektiert oder durchgelassen

71) Vgl. bis 1909: KNIEP u. MINDER 1909 Zeitschr. f. Bot. **1** 619.

72) DAUBENY 1839 Phil. Transactions S. 149.

73) LANDOLT hat (1894 Sitzungsberichte der Berliner Akademie) Lösungen angegeben, die ein monochromatisches Licht geben; vgl. auch NAGEL 1898 Biol. Cbl **18** 649; KNIEP u. MINDER 1909 Zeitschr. f. Bot. **1** 632; MEINHOLD 1911 Beitr. z. Biol. **10** 353; HÜBL 1921 Die Lichtfilter. Halle. Ueber Gelatinefarbfilter: PRINGSHEIM 1917 Ber. Bot. Ges. **37** 184. Beim quantitativen Vergleich der Wirksamkeit von Licht verschiedener Wellenlänge ist es nötig, dieses auf gleiche Intensität zu bringen. Man verwendet zur Intensitätsmessung Bolometer oder Thermosäule in Verbindung mit dem Galvanometer. Vgl. vor allem die unten zitierten Arbeiten URSPRUNGS und WARBURGS. Mißt man nicht spektral zerlegtes Licht, sondern solches, das durch Gläser oder Lösungen filtriert ist, so ist auf allersorgfältigsten Ausschluß der infraroten Strahlung zu achten, wie es z. B. durch WARBURG geschah. — Ueber Wärmefilter (Lösungen von Ferroammonsulfat) vgl. z. B. RUSSNER 1907 Physik. Zeitschr. **7** 120.

74) DRAPER 1843 Philosoph. Magazine **23** 161.

75) PFEFFER 1872 Bot. Ztg. **30** 425. REINKE 1854 Bot. Ztg. **42** 1 und 1885 ENGELMANN 1884 Bot. Ztg. **42** 81. TIMIRIASEFF 1885 Ann. sc. nat. (7) **2** 99; 1903 Proc. Roy. Soc. B **72** 424. KNIEP u. MINDER (Anm. 71) haben das Verdienst, scharf betont zu haben, daß auch das Normalspektrum der Sonne hinsichtlich der Intensitätsverteilung äußerst variabel ist. Morgens und abends ist verhältnismäßig weniger stark brechbares Licht vorhanden als mittags (vgl. Anm. 80). Es ist daher eigentlich selbstverständlich, daß verschiedene Forscher, die das Sonnenspektrum an verschiedenen Orten, zu verschiedenen Tages- oder Jahreszeiten und bei verschiedener Witterung zum Vergleich der Wirksamkeit verschiedener Spektralbezirke benutzten, zu verschiedenen Resultaten kamen, wenn sie nicht die Spektralbezirke auf gleiche Energie abstimmten. — Am empfehlenswertesten sind als Lichtquellen künstliche, konstant brennende, die an den Strahlen, auf deren Untersuchung es jeweils ankommt, nicht zu arm und hinreichend hell sind, damit auch filtriertes oder spektral zerlegtes Licht in den einzelnen Spektralbezirken noch genügend intensiv ist. Vgl. z. B. URSPRUNG 1917 Ber. Bot. Ges. **35** 45; 1918 **36** 89; WARBURG 1922 Zeitschr. f. physik. Chemie **102** 235, und 1921 Zeitschr. f. Instrumentenkunde **41** 99; HARDER zit. Anm. 65.

76) URSPRUNG 1917 Ber. Bot. Ges. **35** 44.

wird, außer acht gelassen, d. h. nur die auffallende Strahlung berücksichtigt wird:

1. Für die Assimilation kommen im wesentlichen die Strahlen in Betracht, die auch unser Auge wahrnimmt, also Licht von der Wellenlänge 760—400 μμ. Reinke fand Gasblasenausscheidung von 750—400 μμ. Engelmann fand mittels der Bakterienmethode O_2-Ausscheidung zwischen 718 und 397 μμ. Eine schwache Wirkung des ultravioletten Lichtes wurde von Bonnier und Mangin [77]) und neuerdings von Ursprung angegeben. Ursprung [78]) entwarf mittels des Quarzspektrographen ein kleines Spektrum auf ein zuvor entstärktes Blatt und fand Stärkebildung, d. h. Assimilation, bei Beleuchtung mit Sonnenlicht noch bei 342 μμ, bei Bestrahlung mit der Bogenlampe sogar bis 330 μμ. Viel weiter kann die Assimilation auch bei Lichtquellen, die noch reicher an Ultraviolett sind, nicht gehen, weil Strahlen von weniger als 300 μμ stark schädigen [79]). Verwendet man Lichtquellen, die im Ultraviolett kein kontinuierliches, sondern ein Bandenspektrum geben, so fällt die Stärkebildung mit den Banden zusammen (Cyanbanden des Kohlenbogens und Spektrum des Quecksilberbogens). — Unter Benutzung von Infrarotfiltern (Ebonitplatte, Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff) fand Ursprung dann auch Stärkebildung im Infrarot, allerdings erst nach vielstündiger Bestrahlung. [Vgl. aber Warburg [93a]).]

2. Der assimilatorische Effekt der verschiedenen Strahlen ist ungleich; aber nicht in der Art, daß bestimmte Wellenlängen ausschließlich wirksam, andere, daneben liegende, ganz unwirksam sind. Trägt man die Wellenlängen auf die Abszisse auf und errichtet der Assimilationsleistung entsprechende Ordinaten, so erhält man eine Kurve, die indes mit der Energiekurve des Sonnenlichtes durchaus nicht übereinstimmt [80]).

3. Vergleicht man Spektralbezirke, die man auf gleiche Energie gebracht hat — ohne das haben solche Vergleiche offensichtlich wenig Sinn — so liegt ein Hauptgipfel der Assimilationskurve in der schwächer brechbaren Hälfte des Spektrums. Daß es außer ihm noch ein zweites Maximum im Bereiche der kurzwelligen Strahlen gibt, ist wahrscheinlich, aber noch nicht ganz sicher.

Beginnen wir zur Erläuterung dieser drei Punkte mit Versuchen, die allerdings heute nur mehr den Wert von Demonstrationsversuchen

---

77) Bonnier u. Mangin 1886 Compt. rend. **102** 123.

78) 1917 Ber. Bot. Ges. **35** 47. Aehnlich hatte schon Timiriaseff gearbeitet (1890 Compt. rend. **110** 1346).

79) Wir entnehmen Ursprung noch folgende Angaben: In der Ebene reicht das Sonnenspektrum im Quarzspektrographen bis ca. 310 μμ (schädliche Strahlen fehlen also), auf dem Teneriffapick aber bis 292 μμ.

80) Abbot u. Fowle 1908 Ann. of the astr. obs. Smithson. Inst. Iwanowski 1914 Ber. Bot. Ges. **32** 433. Ursprung 1918 l. c. **36** 111. Die Energieverteilung ist im Sonnenspektrum nicht, wie früher vielfach ganz naiv angenommen wurde, konstant, sondern von der Sonnenhöhe und vom Wassergehalt usw. der Atmosphäre abhängig. Bei tiefem Sonnenstande (Zenithdistanz 80°) liegt das Energiemaximum der sichtbaren Strahlung im Rot, bei einer Zenithdistanz von 60° im Grün, bei einer solchen von 37° aber im Blau. Steht die Sonne im Zenith, so rückt es sogar ins Violett. Die infrarote Strahlung beträgt nur bei tiefem Sonnenstande etwa 80 Proz. der gesamten, sinkt aber meist nicht unter 50 Proz. (Ursprung). — Biologisch wichtige Kurven über die Intensitätsverteilung im blauen Himmels- und und im weißen Wolkenlicht gibt Ursprung; im ersteren steigt die Kurve vom Rot (Fraunhofer a) bis zum Violett (G), im letzteren scheint sie einigermaßen horizontal zu laufen. — In unseren Breiten (Sonnenhöhe 50—60°) sind also im Bereiche der sichtbaren Strahlung die grünen und zumal die blauen Sonnenstrahlen, 550—470 μμ, die energiereichsten.

haben: Bringt man Pflanzen unter doppelwandige Glasglocken, die mit Kaliumbichromat oder mit Kupferoxydammoniak gefüllt sind, also „gelbes“ bzw. „blaues“ Licht durchlassen, so zeigt sich, daß sie im gelben Licht ungefähr ebenso stark assimilieren wie im weißen, dagegen im blauen nur sehr schwach. Exakter wird der Versuch, wenn man absorbierende Medien ganz ausschaltet und den Reinkeschen Spektrophor[75]) verwendet. Nachdem durch diesen das Licht spektral zerlegt ist, wird einmal die schwach brechbare Hälfte (bis zur D-Linie), dann die stark brechbare Hälfte jeweils durch eine Sammellinse konvergent gemacht. So kann man die Pflanze „langwelligem bzw. kurzwelligem“ Licht aussetzen. Alle Autoren fanden nun, daß die langwellige Hälfte eine größere Wirkung hatte als die kurzwellige. Von Timiriaseff[81]) wird ihr z. B. die doppelte assimilatorische Wirkung der blauen Hälfte zugeschrieben. Damit war aber eine Tatsache von großer Wichtigkeit konstatiert. Es zeigte sich, daß bei der CO_2-Assimilation andere Lichtstrahlen in der Natur die Hauptrolle spielen als bei der Zersetzung der Silbersalze. Wenn man also die dort wirksamen blauen, violetten etc. Strahlen

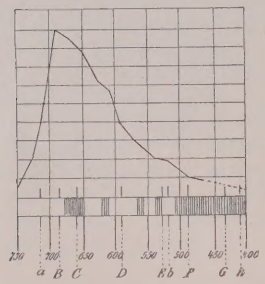


Fig. 34. Kurve der Gasblasenausscheidung, über dem Absorptionsspektrum lebender Blätter errichtet. Nach Reinke[75]), Taf. I, Fig. 6.

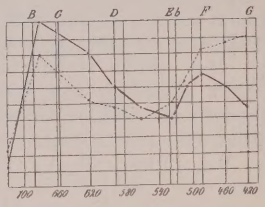


Fig. 35. Assimilation (ausgezogene Kurve) und Absorption (gestrichelte Kurve) grüner Zellen bei $\lambda = 420—750$. Nach Engelmann[75]), Taf. II, Fig. 1.

schlechtweg als „chemisch wirksame“ Strahlen bezeichnet hatte, so war das eine falsche Verallgemeinerung. Andererseits besagen, wie mehrfach betont, solche Versuche für die Physiologie der Assimilation wenig, weil nicht festgestellt wurde, wieweit der stärkere Effekt der schwach brechbaren Strahlen lediglich ihrer stärkeren Konzentration in der Lichtquelle zuzuschreiben ist.

Innerhalb der „blauen Hälfte“ des Spektrums soll nun nach einigen Autoren [vor allem Reinke[75])] die Assimilationskurve kontinuierlich sinken, während sie nach Engelmann[75]) ein zweites Maximum in der Nähe der Fraunhoferschen Linie F erreicht (vgl. Fig. 34 und 35). Engelmann hatte das mit Hilfe der Bakterienmethode nachgewiesen; eine Nachprüfung durch Pfeffer[82]) mit der gleichen Methode ergab keine Bestätigung. Kniep und Minder haben aber mit der Gasblasenmethode die Angaben Engelmanns bestätigt und gezeigt, daß die Wirkung des blauen Lichtes sogar eine recht beträchtliche ist. Sie haben das große Verdienst, zuerst mit prinzipiell wichtiger Fragestellung rotes und blaues Licht auf gleiche Intensität gebracht zu haben, und es zeigte sich kein wesentlicher Unterschied in ihrer

81) Timiriaseff 1903 zit in Anm. 75.
82) Pfeffer, Physiologie 1 334.

Wirkung[83]). Unter gewöhnlichen Umständen hat eben das blaue Licht nur deshalb eine geringe Wirkung, weil es im allgemeinen in der Atmosphäre hinter dem roten zurückzutreten pflegt. — Grünem Licht kommt noch eine geringere assimilatorische Wirkung zu.

Auch MEINHOLD[73]) fand unter Verwendung von Lichtfiltern, hinter denen er die Strahlung zwar nicht auf gleiche Intensität abstimmte, aber doch ihrer Intensität nach maß, für Grünalgen eine zweigipflige Kurve, mit einem Gipfel im Orange, einem anderen im Blau. Die Ergebnisse sind allerdings nur unter der Voraussetzung einwandfrei, daß die von dem Autor vorgenommene Umrechnung auf gleiche Intensität erlaubt ist, daß ferner die Vermehrung, die er anstatt der Assimilation maß, mit dieser konkordant geht, daß endlich seine Energiemessungen einwandfrei sind. — WURMSER[84]) fand bei der Meeresalge Ulva gleichfalls gleiche Assimilation im roten und blauvioletten Licht, wenn er die beiden Bezirke auf gleiche Intensität brachte. Als Maß für die Energie verwandte er die Entfärbungsgeschwindigkeit von Chlorophyllösungen in Azeton, deren Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes er vorher ermittelt hatte. Die Methode ist wohl zu kompliziert, um einwandfrei zu sein.

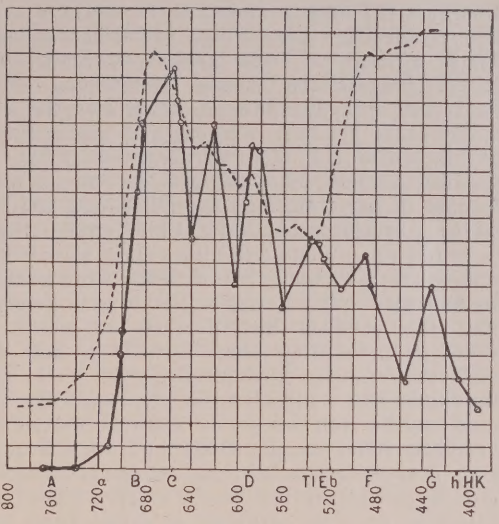


Fig. 36. Nach URSPRUNG[85]). Ausgezogene Linie = Stärkebildung im Bohnenblatt, wenn die auffallende Strahlung für alle Wellenlängen gleich ist. Punktierte Linie = die vom grünen Farbstoff lebender Blätter absorbierte Strahlung, die eintretende = 100 gesetzt. Aus „Lehrbuch d. Botanik f. Hochschulen".

Andere Ergebnisse hatte URSPRUNG[85]) in seinen physikalisch einwandfreien Versuchen, in denen er die Stärkebildung in verschiedenen auf gleiche Energie abgestimmten Spektralbezirken untersuchte. (Er verwendete das spektral zerlegte Licht einer Gleichstrombogenlampe.) Die Kurve der Stärkebildung (Fig. 36) hatte nur ein Hauptmaximum im Rot und fiel, wie bei REINKE, ohne ein zweites Hauptmaximum zu zeigen, nach Violett hin ab. Wir kommen auf diese wichtigen Studien nachher noch zurück, wenn von den Beziehungen zwischen Assimilation und Absorption die Rede sein wird. Hier sei nur so viel bemerkt, daß URSPRUNG fand, daß die Stomata der von ihm verwendeten Bohnenblätter im Rot bei FRAUNHOFER B weiter offen waren als bei h, und daraus folgert er, daß bei seinen Versuchen vielleicht die CO_2 im stark brechbaren Spektralbezirk begrenzend gewesen, und aus diesem Grunde das zweite Haupt-

83) URSPRUNG diskutiert allerdings die Möglichkeit, daß die Energiebestimmung der Spektralbezirke vielleicht mit Fehlerquellen behaftet gewesen sein könnte (1918 Ber. Bot. Ges. **36** 86).

84) 1921 Recherches sur l'assimilation. Paris.

85) 1918 Ber. Bot. Ges. **36** 86. Auch im Infrarot drückt nach URSPRUNG der Schluß der Stomata die Stärkebildung.

maximum der eben genannten Autoren nicht in die Erscheinung getreten sei. Eine weitere Untersuchung dieser Fragen ist aber dringend geboten, da es doch noch zweifelhaft scheint, ob wirklich der Spaltöffnungsmechanismus für die Eingipfligkeit der Kurve verantwortlich zu machen sei. Für die andere Möglichkeit, daß vielleicht in den verschiedenen Spektralbezirken verschiedene Assimilationsprodukte sich gebildet haben könnten, etwa im Blauviolett Zucker statt Stärke, ergaben sich keinerlei Anhaltspunkte.

Ueber die Lage des Hauptmaximums in der roten Spektralhälfte ist viel gestritten worden: Reinke findet es zwischen den Fraunhoferschen Linien a und B ($\lambda = 720-685$ μμ), Engelmann und Timiriaseff zwischen B und C ($\lambda = 685-655$ μμ), ähnlich auch Ursprung, Pfeffer zwischen C und D ($\lambda = 655-590$ μμ). Man könnte glauben, diese Frage sei leicht zu entscheiden. Was diesen Punkt anlangt, so muß neben den Schwierigkeiten, auf die schon früher hingewiesen wurde (Herstellung eines genügend reinen Spektrums bei der nötigen Lichtintensität), noch auf einen Punkt aufmerksam gemacht werden, den schon Engelmann hervorhob und den Pfeffer[86]) in den Vordergrund stellt. Das Chlorophyll besitzt für die verschiedenen Farben ein ungleiches Absorptionsvermögen. Gerade in der Nähe des Assimilationsmaximums im Rot aber ist das starke Absorptionsband des Chlorophylls (Fig. 28 auf S. 177) bei C ($\lambda = 661$ μμ). Wenn nun dieses stark absorbierte Licht auch die größte Assimilationswirkung haben sollte, dann könnte sich dieselbe doch nur an Objekten ganz geringer Dicke voll geltend machen. Verwenden wir ein Laubblatt zum Versuch, so werden ja schon die obersten Chlorophyllschichten alles Licht von der Wellenlänge ca. 660 absorbieren, und die darunter liegenden Teile des Blattes befinden sich in Dunkelheit. Strahlen aus der angrenzenden Spektralregion aber, z. B. solche von $\lambda = 630$, werden viel weniger absorbiert, dringen demnach tiefer in das Blatt und können demzufolge dann eventuell eine größere assimilatorische Gesamtwirkung erzielen als diejenigen, die durch Absorption rasch verschwinden. Von theoretischem Interesse ist nun natürlich in erster Linie nicht die tatsächlich bei dickeren Blättern zur Beobachtung kommende Assimilationskurve, sondern die sog. „primäre Kurve", die wohl nur Engelmann untersuchte. Selbst bei ganz geringer Dicke der Chlorophyllschicht wird diese primäre Kurve verdeckt; das zeigt die folgende Zusammenstellung von Werten, die Engelmann auf der direkt beleuchteten Seite und auf der Rückseite einer nur 0,028 mm dicken Cladophorazelle erhielt:

Fraunhofersche Linien	B—C	D	D½b	E—B	F	F½G
Assimilation, Vorderseite	100,0	48,5	37,0	24,0	36,5	10,0
„ Rückseite	36,5	94,0	100,0	52,0	22,0	12,0

Aus diesen Zahlen geht sehr deutlich hervor, daß in dickeren Pflanzenteilen das Assimilationsmaximum in Regionen von kleinerer Wellenlänge rückt[87]).

Das zweite, möglicherweise noch immer problematische Hauptmaximum im stark brechbaren Spektralteil, das Engelmann bei der Linie F gesucht hatte (485 μμ) liegt nach Meinhold[73]), Iwanowski[88]),

86) Pfeffer, Physiologie I § 60.

87) Weitere Angaben bei Ursprung 1918 Ber. Bot. Ges. **36** 111. Nach Zwischenschaltung einer Chlorophyllösung kann das Assimilationsmaximum nach Stellen des Spektrums verschoben werden, wo sonst ein Minimum liegt, z. B. links von B—C.

88) 1914 Ber. Bot. Ges. **32** 433.

Pringsheim [89]), weiter nach Violett hin, links von G (430—450 μμ; G liegt bei 431 μμ).

Assimilation und Absorption. Wir kommen nun zu der Frage, weshalb man sich eigentlich für die genaue Feststellung der maximal wirkenden Wellenlänge interessiert. Das geschieht aus dem Grunde, weil man vielfach einen Zusammenhang zwischen Absorption und Assimilation annahm: die Maxima der Absorption, also die bekannten Absorptionsbänder, sollten die Maxima der Assimilation sein. Es wird bei der Assimilation Licht absorbiert, aber daraus folgt noch lange nicht, daß dieses lokal vollkommen verschwindet. Auch zeigen ja zahllose Farbstoffe höchst charakteristische Absorptionsspektra, ohne daß dem an den Absorptionsbändern verschluckten Licht eine besondere Funktion im Organismus zukäme. Der Blutfarbstoff, der doch auch ein sehr auffallendes Spektrum hat, ist zweifellos nicht durch dieses für das Tier von Bedeutung. Ferner ist z. B. für das Jodsilber [90]) unmittelbar neben der Linie G ein ausgesprochenes Maximum der Lichtwirkung nachgewiesen, während an dieser Stelle die optische Absorption ziemlich schwach ist.

Auf Timiriaseff und Engelmann [91]) geht nun die Lehre zurück, die man oft in die einfache, aber mißverständliche Gleichung: $En_{abs} = En_{ass}$ kleidet, und die besagt, daß Proportionalität bestehe zwischen absorbierter Energie und Intensität der Assimilation für die verschiedenen Wellenlängen.

Mit Warburg [108]) können wir auch den Quotienten U : E, in dem U die geleistete chemische Arbeit, E die absorbierte Strahlungsenergie ist, als „Ausbeute" bezeichnen, und diese wäre dann, wenn die obige Gleichung zuträfe, von der Wellenlänge unabhängig. Zunächst ist dabei zu betonen, daß die ganze Fragestellung eigentlich erst dann Sinn gewinnt, wenn wir als absorbierte Energie nicht die vom Blatt, sondern die vom assimilierenden Pigment absorbierte Energie verstehen und diese ist nur ein Bruchteil von jener. Brown und Escombe [92]) fanden, daß bestimmte Blätter etwa 80 Proz. der auffallenden Energie absorbieren, der Farbstoff aber nur 4 Proz. Zu ähnlichen Ergebnissen kam Ursprung [93]).

Da erhebt sich aber sofort die weitere Schwierigkeit, daß wir noch immer nicht sicher wissen, ob nur die Chlorophylle (S. 178 Anm. 37) oder auch die Karotinoide photisch bei der Assimilation mitwirken. Und wenn es auch nach der heute geltenden Auffassung wahrscheinlicher ist, daß ersteres zutrifft [93a]), so kann man doch die Assimilation im lebenden Blatt nicht losgelöst von den Karotinoiden untersuchen.

Fig. 35 zeigt nun, daß Engelmann tatsächlich eine weitgehende Deckung zwischen Absorptions- und Assimilationskurve [94]) fand. Auch

89) 1915 l. c. **33** 379.

90) Vgl. Ostwald, Allg. Chemie **2** 1070.

91) Vgl. auch Lommel 1871 Ann. Chem. Phys. **74** 581.

92) 1905 Proc. Roy. Soc. B **76** 29.

93) 1918 Ber. Bot. Ges. **36** 98. Ueber Ursprungs Methode sowie über das „Absorptionsvermögen" vgl. S. 177.

93a) Anm. bei der Korr.: Nach Warburg (1923 Zeitschr. f. physik. Chemie **106** 191) sind auch die Karotinoide photochemisch an der Assimilation beteiligt.

94) Hier hat Engelmann bei der Kurve für die Absorption die auffallende Energie für alle Wellenlängen gleich 100 gesetzt, die Assimilationskurve aber auf das Normalspektrum der Sonne gegründet. Ursprung betont, daß die Kurven noch besser aufeinander passen, wenn man entweder beide auf das Beugungsspektrum der Sonne bezieht oder bei beiden die auffallende Energie für alle Wellenlängen gleich 100 setzt (1918 Ber. Bot. Ges. **36** 97).

andere Forscher schließen sich dem an, so auch URSPRUNG, der für spaltöffnungsfreie grüne Pflanzen (z. B. Algen) eine annähernde Deckung beider Kurven annimmt. Bei Bohnenblättern fand er solche Deckung zwar nur zwischen FRAUNHOFER A und E, aber besonders beachtenswert ist es offenbar, daß auch die sekundären Maxima der Absorption und der Stärkebildung im ganzen sichtbaren Spektrum zusammenfallen (vgl. Fig. 36)[95], was entschieden für ENGELMANN spricht. Ob die Erscheinung, daß im Blauviolett die Assimilationskurve stark nach unten fällt (wie z. B. auch bei REINKE), wirklich auf Schluß der Stomata in dieser Spektralregion zusammenfällt, wie URSPRUNG für möglich hält (S. 221), oder ob hier vielleicht die Karotinoide, die ja nur in der stark brechbaren Spektralhälfte absorbieren, einen Teil der Energie abfangen und dem assimilierenden Chlorophyll s. str. entziehen, möchte ich offen lassen. Für diesen Fall bliebe allerdings das sekundäre Maximum der Assimilation, das KNIEP und MINDER, WURMSER u. a. im Blauviolett sahen, nicht verständlich.

Noch andere, zum Teil biologische Betrachtungen sind zugunsten einer Beziehung zwischen Absorption und Assimilation ins Feld geführt worden. So hat ENGELMANN[95] interessante Angaben über die nicht-grünen Algen gemacht (über deren Pigmente vgl. S. 181). Da das Wasser die langwelligen Strahlen stärker absorbiert als die blauen, dominieren in tieferen Meeresschichten immer kurzwelligere Strahlen. Die Chromatophorenfarbe der Meeresalgen soll nun jeweils die Komplementärfarbe zu der herrschenden Farbe ihrer Umgebung sein und somit dieses Licht (das für sie optimal ist) absorbieren. Vor allem zeigen die roten Chromatophoren der Florideen intensive Absorption und die lebhafteste Assimilation im grünen Licht (etwa bei 570 μμ)[96].

Auch STAHL[97] hat sich an ENGELMANN angeschlossen. Er macht darauf aufmerksam, daß in der Natur nicht nur die direkte Sonnenstrahlung, sondern auch das quantitativ recht bedeutende Licht in Betracht kommt, das durch die diffuse Reflexion in der Atmosphäre entsteht. Wie kommt es nun, daß die grüne Pflanze im Chlorophyll einen Farbstoff ausgebildet hat, der nur die roten und blauen Strahlen absorbiert, die grünen aber durchläßt? Daß die grünen und die infraroten Strahlen nur schwach absorbiert werden, erklärt STAHL damit, daß die grünen Strahlen im diffusen Licht in so geringer Menge vorhanden sind, daß die Pflanzen auf ihre Ausnutzung verzichten kann, während sie im direkten Licht so stark sind, daß sie der Pflanze

95) Dies gilt bemerkenswerterweise auch für die Absorptionsbande bei F, obwohl diese wesentlich auf Rechnung des Karotins, weniger auf die des Chlorophylls b zu setzen ist (vgl. BUDER 1919 Jahrb. wiss. Bot. 58 525).

96) Später ist dann mehr der Gesichtspunkt in den Vordergrund getreten (vgl. OLTMANNS Algenbuch; die 2. Aufl. konnte nicht mehr verwertet worden), daß die Florideen nicht an ein besonders gefärbtes, sondern an gedämpftes Licht angepaßt seien. Nach RICHTER (1912 Ber. Bot. Ges. **30** 250) soll das Phycoerythrin so wenig mit der Assimilation zu tun haben, wie ein im Zellsaft gelöstes Anthocyan. Auch WURMSER, der wie ENGELMANN für Rotalgen eine lebhafte Assimilation im Grün, eine schwache im Blauviolett findet, hält sie für Schattenpflanzen, fähig, schwaches Licht auszunutzen. — Nach MEINHOLD liegt das Vermehrungs-, also vielleicht auch das Assimilationsoptimum der Diatomeen zwischen E und F im Blaugrün; wie PRINGSHEIM ausführt, an der Stelle, wo der braune Farbstoff besonders durchlässig ist, so daß dieser hier nicht durch Absorption assimilatorisch wirksamer Strahlen fungieren könnte; s. auch BORESCH Anm. 100.

97) STAHL 1909 Zur Biologie des Chlorophylls. Jena.

durch zu große Temperatursteigerung schaden könnten, wenn sie absorbiert würden. Die starke Absorption erwärmender Strahlen wird also dadurch vermieden, daß die Pflanze nicht grau oder schwarz, sondern grün gefärbt ist. So wird schwaches Licht tunlichst ausgenutzt: die roten Strahlen der tiefstehenden Sonne, das blaue und violette Licht bei diffuser Bestrahlung[98]).

All diese Punkte bedürfen weiterer Bearbeitung um so mehr, als die wichtige Frage nach der **„chromatischen Adaptation"**, wie GAIDUKOW[99]) die Erscheinung nannte, daß Cyanophyceen (Oscillaria sancta) bei Kultur in farbigem Licht die Farbe annehmen, die der auf sie fallenden komplementär ist und so die Absorption der auf sie fallenden Strahlen steigern, insofern eine überraschende Wendung genommen hat, als sie nach ursprünglicher Ablehnung durch viele Forscher, neuerdings durch BORESCH[100]) für einige Formen bestätigt worden ist: Phormidium laminosum wird im roten Licht blaugrün, im grünen aber violett-rötlich. Besonders deutlich ist der Anstieg des Gehaltes an blauem, karmoisinrot fluoreszierendem Farbstoff (Phycocyan), im roten Licht, während die Zunahme des Schizophycoerythrins (rosa mit orangegelber Fluoreszenz) in grünem Licht nicht immer so auffallend ist. „Die entstehenden Farbstoffe beschleunigen dabei wie ein Sensibilisator die zu ihrer Bildung führenden Prozesse." Es soll sich also um eine Autosensibilisierung handeln. Der Gehalt der Cyanophyceen an Karotinoiden und Chlorophyll wird durch die Lichtqualität nicht beeinflußt, vielmehr nur der an den genannten wasserlöslichen Farbstoffen, und wenn die Anschauung zutrifft, daß der Sinn dieser Farbänderung der ist, daß günstige Absorptionsbedingungen für die assimilatorisch wirksamen Strahlen regulatorisch geschaffen werden sollen, so ist damit die Bedeutung der Absorption des Lichtes durch ein Nicht-Chlorophyll für die Assimilation für diesen Fall festgestellt.

Jedenfalls ergänzen sich die üblichen Assimilationspigmente und das Erythrin und Phycocyan in den Cyanophyceenzellen gut, da Erythrin zwischen D und E, Phycocyan zwischen C und D sein Absorptionsmaximum hat. Uebrigens gibt es Formen, die außer Chlorophyll und Karotinoiden nur Phycoerythrin führen, das also im Grün am kräftigsten absorbiert, andere, die kein Erythrin, aber Phycocyan führen, das am besten im Orange absorbiert, und endlich solche, die beide Farbstoffe führen; sie zeigen deren beide Absorptionsmaxima.

HARDER[101]) führte BORESCHs Versuche weiter und fand, daß bestimmte Cyanophyceen im roten Licht grün, im blauen purpurfarbig werden, und daß solche Adaptation an hinreichende Intensität der farbigen Strahlung gebunden ist. Ob nun diese chromatische Adaptation wirklich die Pflanzen in den Stand setzt, das ihrer Eigenfarbe komplementäre Licht besonders gut auszunutzen, können nur Assimilationsversuche zeigen. Tatsächlich nutzen, nach HARDER, in rotem Licht gezüchtete Algen das rote Licht besser aus, als Watten derselben Spezies, die in

98) Gestützt auf neuere physikalische Erfahrungen haben allerdings IWANOWSKI und URSPRUNG Bedenken gegen diese anregenden Betrachtungen STAHLs geltend gemacht. Einmal sind grüne Strahlen auch im Himmelslicht reichlicher als STAHL annahm vertreten, so daß sich ihre Ausnützung wohl lohnen würde. Andererseits rückt das Energiemaximum (Anm. 80) schon bei einer Sonnenhöhe von 60° ins Blau, und da dies durch das grüne Blatt, zumal die Karotinoide, stark absorbiert wird, schützt sich das Blatt auf diese Weise nicht gegen allzustarke Erwärmung. So kommt IWANOWSKI zu dem Ergebnis, daß das Blatt nicht an diffuses Licht, wie STAHL wollte, sondern an direkte Insolation angepaßt ist, sich aber nicht vor zu starker Erwärmung, sondern nur das Chlorophyll s. str. vor Zersetzung durch das Licht schützt. Chlorophyll s. str. absorbiert Rot, dessen photolytische Wirkung zu gering ist, um zu schaden, desgleichen Violett, vor dessen etwaiger zerstörender Wirkung es aber durch die Karotinoide geschützt wird. Gelb, Grün und Blau wird zu wenig absorbiert vom Chlorophyll s. str., um photolytisch zu wirken.

99) 1902 Pr. Akad. d. Wiss. Anh., Phys.-math. Kl. 31. Juli. Vgl. auch BUDER 1919 Jahrb. wiss. Bot. **58** 525.

100) BORESCH 1919 Ber. Bot. Ges. **37** 25; 1921 **39** 93; 1921 Arch. f. Protistenkunde **44** 1; 1921 Biochem. Zeitschr. **119** 167; 1922 Ber. Bot. Ges. **40** 288. [Auch bei Grünalgen kann Phycocyan (Maximum der Absorption bei 615 μμ) und Phycoerithrin (548 μμ) vorkommen, die die Absorption des Chlorophylls und der Karotinoide ergänzen.]

101) HARDER 1922 Ber. Bot. Ges. **40** 26 (1923 Zeitschr. f. Bot. **15** 305, konnte nicht mehr benutzt werden).

weißem Licht erwachsen sind. Doch darf bei solchen Versuchen nur Material verglichen werden, das bei gleich intensivem Licht von verschiedener Qualität herangezüchtet worden ist. Denn vergleicht man Sonnenexemplare, die bei hellem, mit Schattenexemplaren, die bei gedämpftem Licht herangezüchtet waren, miteinander, so kann, weil erstere helles Licht besser ausnutzen als letztere, es passieren, daß der Einfluß der Lichtfarbe durch dessen Intensität vollkommen verdeckt oder sogar ins Gegenteil verkehrt wird.

Daß die Wirkung des Lichtes bei der Assimilation der CO_2 eine derartige ist, daß sie notwendigerweise mit einer Absorption verbunden sein muß, läßt sich schon aus theoretischen Erwägungen entnehmen. Das Produkt der Assimilation, die Stärke oder der Zucker, haben eine nicht unbedeutende Verbrennungswärme, während das Kohlendioxyd und Wasser, aus dem sie entstanden sind, als Endprodukt der Verbrennung eine solche nicht besitzt. Die CO_2-Assimilation ist also ein endothermischer Prozeß. Berechnet man (aus der Verbrennungswärme der gebildeten Glukose) die Kalorien, die zu ihrer Bildung nötig sind, so gewinnt die früher gegebene Assimilationsformel folgende Gestalt[102]):

$$6\,CO_2 + 6\,H_2O + 674\,000 \text{ cal.} \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2.$$

Die Gesamtenergie, die demnach die Pflanze bei der Bildung organischer Substanz gewinnt, kann nur von der Sonne herrühren, und es muß das Licht, wenn es in die chemische Energie der Stärke verwandelt wird, als Licht verschwinden, es muß also Absorption von Licht im Chlorophyllkorn stattfinden. Jul. Rob. Mayer, der Entdecker des Gesetzes von der Erhaltung der Energie, war sich über diesen für das ganze organische Leben fundamental wichtigen Zusammenhang zwischen Pflanze und Licht vollkommen klar, wenn er schrieb[103]): „Die Natur hat sich die Aufgabe gestellt, das der Erde zuströmende Licht im Fluge zu erhaschen und die beweglichste aller Kräfte, in starre Form umgewandelt, aufzuspeichern. Zur Erreichung dieses Zweckes hat sie die Erdkruste mit Organismen überzogen, welche lebend das Sonnenlicht in sich aufnehmen und unter Verwendung dieser Kraft eine fortlaufende Summe chemischer Differenzen erzeugen. Diese Organismen sind die Pflanzen. Die Pflanzenwelt bildet ein Reservoir, in welchem die flüchtigen Sonnenstrahlen fixiert werden."

Diese Gedanken Rob. Mayers haben sich glänzend bestätigt, und wir müssen in dem Prozeß der CO_2-Assimilation die Quelle des gesamten organischen Lebens auf unserer Erde erkennen, des Lebens, das seine Betriebskraft von der Sonne bezieht. Nur die chlorophyllführende Pflanze ist imstande, in dieser Weise das Sonnenlicht zu binden, alle ihre nicht-grünen Teile sowie alle nicht-grünen Organismen sind direkt oder indirekt von dieser ersten und wichtigsten Synthese organischer Substanz und von diesem Energiegewinn abhängig.

Ausbeute. Es ist daher zweifellos von Interesse, zu untersuchen, in welchem Maße die grünen Zellen das Sonnenlicht ausnutzen, wieviel von der eingeführten Energie sie speichern, und wieviel davon ungenützt wieder aus ihnen geht, oder in anderen physiologischen Prozessen Arbeit leistet.

102) Warburg 1922 Zeitschr. f. physikal. Chemie **102** 235.

103) J. Rob. Mayer 1845 Die organische Bewegung im Zusammenhang mit dem Stoffwechsel S. 37—38. Heilbronn.

Man kann zunächst einmal auf theoretischem Wege zu einer angenäherten Vorstellung über diese Größen kommen. Dazu ist die Kenntnis folgender Werte nötig: 1) die in der Zeiteinheit gebildete Menge von Kohlehydraten pro Blattflächeneinheit, 2) die Bildungswärme dieser Kohlehydrate, 3) die in der Zeiteinheit auf die Flächeneinheit fallende Energie. Der erste Wert ist, wie wir gesehen haben, mehrfach ermittelt worden, den zweiten setzt man der Verbrennungswärme gleich, der dritte ist von Physikern und auch neuerdings von BROWN und ESCOMBE[104]) bestimmt worden. Diese Autoren fanden für Helianthus, daß nur knapp 1 Proz. des auffallenden Lichtes für die Photosynthese verwendet wird[105]). Auch PURIEWITSCH[106]) machte Versuche, die Ausbeute zu bestimmen, und fand, daß $^1/_2$ Proz. bis gegen 8 Proz. der auf die Flächeneinheit fallenden (also nicht der absorbierten) Energie für die Assimilation Verwendung findet. Die Ausbeute sank in diesen Versuchen mit der Versuchsdauer und war — natürlich — um so kleiner, je größer die Menge der auffallenden Energie war. Eine sehr viel bessere Ausnützung findet man dann, wenn man die Ausbeute nicht auf die aufs Blatt fallende, sondern nur auf die vom Chlorophyll absorbierte Energie bezieht; ja URSPRUNG[107]) ist der Meinung, daß dann unter günstigen Umständen schier die gesamte vom Farbstoff absorbierte in chemische Energie verwandelt werden könnte; die ENGELMANNsche Gleichung ($E_{abs} = E_{ass}$) würde dann wirklich zu Recht bestehen. Das trifft nach URSPRUNG aber nur bei nicht zu heller Beleuchtung zu; die Ausbeute steigt also mit fallender Bestrahlungsintensität. Während PURIEWITSCH Wert darauf legte, seine Blätter unter ganz natürlichen Bedingungen assimilieren zu lassen, untersuchten WARBURG und NEGELEIN[108]) die Frage, wie hoch die Ausbeute im Versuch überhaupt gesteigert werden kann. Die Ausbeute U (chemische Arbeit), geteilt durch E (absorbierte Strahlungsenergie), die mit steigender Lichtintensität unbegrenzt sinkt, nähert sich mit sinkender Bestrahlung einem Grenzwert, nach dem also gefragt wird. Versuchsobjekt war die Alge Chlorella, die bei mäßiger Beleuchtungsintensität als chlorophyllreiche „Schattenpflanze" herangezüchtet worden war und während der Versuche in Reinkultur in einer mineralischen Nährlösung, die im Gleichgewicht mit einer 4 Proz. CO_2 enthaltenden Atmosphäre stand, gehalten wurde. Die Bestrahlung betrug nur eintausendstel des Sonnenlichtes, die Temperatur nur 10°, weil dabei die Atmung, die bei so geringer Lichtintensität sonst leicht zur verhängnisvollen Fehlerquelle werden kann, nur mäßig ist. Uebrigens wurde bei den Berechnungen die Atmung im Licht wie in der Dunkelheit als gleich gesetzt; sollte sie im Dunkeln kleiner gewesen sein, so würde höchstens der Wert für die Ausbeute zu erhöhen sein.

Die Algensuspension wurde so dicht gewählt, daß alles eingestrahlte Licht, das sorgfältig während der Messung der Bestrahlungsintensität und während der Assimilationsversuche von Infrarot befreit war, restlos absorbiert wurde; andernfalls ist, wie die Autoren betonen, exakte Messung der Absorption fast unmöglich[109]). So aber konnte die bolometrisch gemessene Bestrahlung gleich der absorbierten Strahlung gesetzt werden. Auch leisteten die Strahlen unter den gewählten Bedingungen keinerlei andere, etwa Transpirationsarbeit.

Es ergab sich nun im Mittel eine Ausbeute von etwa 70 Proz. (Mindestwert), also eine sehr hohe Ausbeute, denn bei photochemischen Reaktionen ist sonst nie eine höhere Ausbeute als 50 Proz. beobachtet worden.

Diese Ausbeute fanden unsere Autoren bei Bestrahlung mit gelbem-gelbrotem Licht (570—645 μμ). In Blau und Rot ist die Ausbeute sicher nicht größer, wahrscheinlich aber etwas kleiner. Eine weitere Untersuchung eben dieses Punktes wäre ganz offensichtlich von besonderer Bedeutung mit Rücksicht auf die oben behandelte Frage nach der Proportionalität zwischen absorbierter Energie und Assimilationsgröße in Licht von verschiedener Wellenlänge[110]).

---

104) BROWN u. ESCOMBE 1905 Proc. Roy. Soc. B **76** 29.

105) Dazu auch AD. MAYER 1897 Versuchsstat. **48** 67; PFEFFER 1871 Arb. Würzburg **1** 1; N. MÜLLER 1876 Bot. Unters. Heft 6; TIMIRIASEFF 1903 Proc. Roy. Soc. B **72** 424.

106) 1914 Jahrb. wiss. Bot. **53** 210.

107) 1918 Ber. Bot. Ges. **36** 86.

108) 1922 Zeitschr. f. physik. Chemie **102** 235.

109) Hier dürfte also in früheren Versuchen anderer Forscher eine erhebliche Fehlerquelle liegen.

110) WURMSER (Anm. 84), der im Grün einen Sattel der Assimilationskurve findet, erklärt auf Grund seiner Versuche die Ausbeute U : E im Grün für höher als in den anderen Spektralbezirken. — Anm. während der Korr.: In neueren Versuchen finden WARBURG und NEGELEIN (Anm. 93a) die höchste Ausbeute (59—61,5 Proz.) im Rot.

Der Energiebetrag, den ein Chlorophyllmolekül bei der Absorption von gelbem Licht aufnimmt, ist, wie WARBURG weiter ausführt, 49 000 Kalorien. Um ein Mol. CO_2 zu reduzieren, sind erforderlich 112 300 Kalorien; d. h. ein Mol. CO_2 muß mit mindestens drei Farbstoffmolekülen reagieren. — Der größere Teil der absorbierten Strahlungsenergie wird jedenfalls vom CO_2-Molekül aufgenommen und in ihm zur Leistung chemischer Arbeit benutzt. „Für Zwischenreaktionen von erheblicher Wärmetönung ist kein Raum". Dieser Bedingung wird ja u. a. durch die Annahme Genüge getan, daß der Energie heischende Vorgang die Reduktion des CO_2 zu Formaldehyd ist; weitere Umwandlungen in andere Assimilate, Zucker, Stärke, verlaufen dann ohne erhebliche Wärmetönung.

Schon 1888 machte DETLEFSEN[111]) den Versuch, einen Unterschied in der Lichtabsorption durch ein Blatt in CO_2-haltiger und in CO_2-freier Luft, d. h. bei Assimilation und ohne Assimilation zu finden.

Er beobachtete die Lichtabsorption mit Hilfe des Thermoelements und brachte das Blatt abwechselnd in CO_2-haltige und CO_2-freie Luft. Im ersten Fall wurde nun in der Tat mehr Licht absorbiert. Es ist indes auf seine Zahlen kein allzu großer Wert zu legen — der Fehlerquellen sind mehrere und recht bedeutende. Auch in Versuchen PURIEWITSCHS[106]) absorbierte ein assimilierendes Blatt mehr Sonnenenergie als ein nicht assimilierendes. Das war besonders deutlich bei Bestrahlung mit assimilatorisch stark wirksamem Licht, während die photochemische Extinktion unterblieb, wenn die Strahlen vorher eine Chlorophyllösung passieren mußten.

URSPRUNG[111]) aber fand in entsprechenden Versuchen keine photochemische Extinktion, so daß die Frage immer noch offen ist. Vielleicht hat sich PURIEWITSCH durch Chlorophyllkornumlagerung oder andere Fehlerquellen täuschen lassen. Es wäre sehr gut möglich, daß bei stattfindender Assimilation nicht mehr Licht absorbiert wird als ohnedem, denn es könnte ja das zur Assimilation dienende Licht, wenn diese verhindert wird, ebenso in Wärme verwandelt werden, wie die übrige nicht unbeträchtliche Lichtmenge, die auch das tote Blatt und die Chlorophyllösung verschluckt.

Chlorophyll als Sensibilisator. Worin es begründet ist, daß nur bei Gegenwart des Chlorophyllfarbstoffes die Zerlegung der Kohlensäure möglich ist, wissen wir nicht. Man hat aber mehrfach die Vermutung ausgesprochen, dieser Farbstoff wirke als Sensibilisator (S. 90). Bekanntlich sind die Silbersalze nur für gewisse Wellenlängen empfindlich, rotes Licht wirkt z. B. nicht auf sie ein. Durch Zusatz mancher Farbstoffe, die rotes Licht absorbieren[112]), können aber die Silbersalze rotempfindlich werden. Es bleibt aber zwischen diesen physikalischen Verhältnissen und den im Chlorophyllkorn gegebenen ein sehr großer Unterschied. Die Silbersalze sind von Natur lichtempfindlich, ihre Empfindlichkeit wird durch den Sensibilisator nur erweitert; die Chloroplasten aber sind ohne den Chlorophyllfarbstoff nicht imstande, CO_2 zu zerlegen, der Farbstoff kann somit auch nicht in diesem Sinn als „Sensibilisator" wirken. Wenn man aber bei der Bezeichnung „Sensibilisator" den Hauptnachdruck darauf legt, daß eine Uebertragung der Energie des absorbierten Lichtes auf eine andere Substanz erfolgt, dann kann man wohl das Chlorophyll zu den Sensibilisatoren rechnen[113]). Daß Chloro-

111) DETLEFSEN 1888 Arb. Würzb. **3** 534. URSPRUNG 1918 Ber. Bot. Ges. **32** 122.

112) Z. B. auch durch Chlorophyll, vgl. TIMIRIASEFF 1903 Proc. Roy. Soc. B **72** 424.

113) Vgl. MOLISCH 1906 Congrès internat. Wien 1905. Ergebnisse S. 179. TSWETT 1911 Bot. Cbl. **120** 536. HAUSMANN (1909 Jahrb. wiss. Bot. **46** 599;

phyll nicht nur in Lösung fluoresziert, sondern auch im lebenden Blatt absorbiertes Licht teilweise in Fluoreszenzstrahlung umgewandelt wird, ist schon S. 176 betont. Molisch nannte die Chlorophyllkörner: Fabriken für rote Strahlen. Immerhin beträgt die Fluoreszenzintensität nur einen kleinen Bruchteil der absorbierten; eine Abnahme der Fluoreszenzintensität während der Assimilation ist nicht zu beobachten und nach Stern [114]) auch nicht zu erwarten [s. Warburg [93a])]. — Ueber die Annahme Noacks, daß das Chlorophyll ebenso wie andere fluoreszierende Farbstoffe durch Licht peroxydisch umgebildet wird, ist schon S. 192 berichtet. Auf die Hypothesengebäude von Wurmser [84]) sei hier nur hingewiesen.

Wir machen an dieser Stelle noch auf eine von Kurt Noack [115]) entdeckte eigenartige Korrelation zwischen Assimilationstätigkeit und Anthocyangehalt der Zelle aufmerksam: wie früher gesagt, gehen die als Farbstoffe bekannten Anthocyane durch Oxydation in die sog. Flavonole, diese durch Reduktion (Hydrierung) wieder umgekehrt in Anthocyane über, und da es Noack gelang nachzuweisen, daß in Zellen, die die Fähigkeit zur Anthocyanbildung haben, auch Flavonole vorkommen, die konstitutionell mit jenen verwandt sind (im wesentlichen durch den Nachweis, daß Flavonole und Anthocyanine, die die gleiche Amylalkohollöslichkeit haben, auch denselben Glukosidcharakter besitzen) dürfen wir auch in der lebenden Zelle dauernde Umwandlung von Anthocyan in Flavonol und umgekehrt annehmen, so zwar, daß bestimmten Bedingungen stets ein bestimmtes Gleichgewicht in diesem System entspricht. In lebhaft assimilierenden Zellen ist nun das Gleichgewicht ganz nach der Flavonolseite hin verschoben, während Assimilationshemmung mit der Bildung von Anthocyan auf Kosten der Flavonole verbunden ist: Junge Blätter, die noch nicht, oder alte, die nicht mehr assimilieren, führen oft reichlich Anthocyan; Ueberschwemmung mit Zucker und dadurch bedingte Assimilationshemmung, Kohlensäureentzug, dieser z. B. bei Lilienblättern, bedingt reichliche Anthocyanbildung. Auch in Blättern roter Sippen, z. B. der Blutbuche, ist häufig das Anthocyan weniger im Mesophyll als in der nicht assimilierenden Epidermis vorhanden. Der Sinn dieser Korrelation ist noch ganz dunkel.

Im übrigen ist über die Bedeutung des Anthocyans viel geschrieben worden. Das Minimum der Durchlässigkeit seiner Lösung für Licht liegt im Spektrum bei E, deckt sich also mit dem Minimum der Lichtabsorption durch das Chlorophyll; Anthocyan dämpft also die assimilatorisch wirksame Strahlung kaum [116]).

Wenn die Bildung organischer Substanz notwendigerweise mit einer Energieeinfuhr verbunden sein muß, so frägt es sich doch, ob diese Energie immer die der Sonne, speziell die Energie ihrer leuchtenden Strahlen sein muß. Es liegt nahe, anzunehmen, daß auch andere Energieformen im gleichen Sinne verwertet werden können, und in der Tat trifft es zu, daß einige Organismen organische aus anorganischer Substanz unter Verwendung von chemischer Energie aufbauen. Die Art und Weise, wie das geschieht, läßt es zweckmäßiger erscheinen, auf diese Vorkommnisse einer „Chemosynthese" — wie man diesen Vorgang im Gegensatz zu der besprochenen „Photosynthese" nennen kann [117]) —

1918 Ergeb. d. Phys. **16** 242) schloß aus bestimmten Versuchen, daß das Chlorophyll photodynamische Eigenschaften hat, wie andere fluoreszierende Farbstoffe. und kraft solcher Eigenschaften den Chloroplasten lichtempfindlich macht, so daß er spezifische Lichtreaktionen leistet. — Kurt Noack (1920 Zeitschr. f. Bot. **12** 273) zeigte jedoch, daß in den betreffenden Versuchen das Chlorophyll im kolloidalen, nicht fluoreszierenden Zustande vorhanden war. Die photodynamischen Erfolge in Hausmanns Versuchen sind also auf Spaltprodukte des Chlorophylls oder auf andere fluoreszierende Körper zurückzuführen. — Boresch 1922 Naturwiss. **10** 505.

114) Anm. 25 auf S. 176. Vgl. auch Boresch 1919/20 Lotos S. 38.

115) 1922 Zeitschr. f. Bot. **14** 1.

116) Ursprung 1918 Ber. Bot. Ges. **36** 111; vgl. auch Plester 1912 Cohns Beitr. **11** 249.

117) Pfeffer, Physiologie **1** 346. [Die Bezeichnung Photosynthese ist nicht sehr glücklich, da nicht bei der Synthese, sondern bei der Reduktion der CO_2 das Licht Arbeit leistet (Reinke).]

bei anderer Gelegenheit zurückzukommen. Es folgen noch einige historische Notizen[118]).

Die Grundlagen der Kenntnisse von der Kohlenstoffassimilation sind durch eine Reihe von Arbeiten in der kurzen Zeit des letzten Drittels des 18. Jahrhunderts gewonnen worden. Priestley wußte, daß die Luft durch die Atmung der Tiere, durch Fäulnis und Verbrennung verschlechtert wird, und suchte systematisch nach dem Korrektiv dieses Prozesses in der Natur. Im Jahre 1771 konnte er konstatieren, daß der Pflanzenwelt diese Aufgabe zufällt. Er war es, der 1778 aus teilweise in Wasser untergetauchten Pflanzenteilen Gasblasen austreten sah, die mehr Sauerstoff enthielten als die gewöhnliche Luft. In den Gläsern, die er zu diesen Versuchen benutzt hatte, entwickelten sich bei längerem Stehen grüne Massen, die gleichfalls am Licht Sauerstoff ausschieden; da aber Priestley dieselben nicht als Algen erkannte, glaubte er hier einen rein chemischen Vorgang zu sehen, der zu Sauerstoffbildung führe. — Die Notwendigkeit des Sonnenlichtes bei der „Verbesserung der Luft" scheint Priestley nicht klar erkannt zu haben, auf diese wies erst Ingenhousz hin, der gleichzeitig feststellte, daß nur die grünen Teile der Pflanze diese Fähigkeit haben. Er zeigte ferner, daß das Kohlendioxyd der Luft sowohl die Quelle des ausgeschiedenen Sauerstoffes wie der organischen Pflanzensubstanz ist, und daß der Humus keinen Nährwert für die Pflanze hat. Er hatte außerdem eine völlig korrekte Vorstellung von der Verbreitung der Atmung. Somit muß er als der Begründer der Ernährungslehre betrachtet werden; die von ihm festgestellten Tatsachen bilden noch heute die Grundsteine dieser Wissenschaft. Ingenhousz wie Priestley standen beide auf dem Boden der Phlogistonlehre; der erste, der sich auf den durch Lavoisier begründeten Standpunkt der modernen Chemie stellte, ist Senebier, dessen Darlegungen uns dementsprechend heute viel moderner berühren als die seiner Vorgänger. Einen wesentlichen Fortschritt brachten aber seine Studien nicht[119]). Einen solchen verdanken wir erst Th. de Saussure[120]), der durch seine exakten quantitativen Versuche der ganzen Lehre den soliden Unterbau gab, dessen sie noch bedurfte. In der Folge gerieten dann die richtigen Ansichten in Vergessenheit, man schrieb dem „Humus" wieder eine Bedeutung für die Ernährung der grünen Pflanze zu, bis durch Liebigs Scharfsinn und Boussingaults experimentelle Arbeit die Saussureschen Resultate allgemeine Anerkennung fanden und nun zum Grundstein der Pflanzenphysiologie geworden sind. Ueber das erste Produkt der C-Assimilation sprachen sich die älteren Forscher meist nicht näher aus; später betrachtete man die Kohlehydrate im allgemeinen als solches, bis dann Sachs die Stärke als „erstes sichtbares Assimilationprodukt" ansprach. Die weitere Entwicklung in neuerer Zeit ist schon besprochen; es ist auch schon hervorgehoben worden, daß die Chloroplasten nicht nur aus CO_2 Stärke bilden können, sondern auch aus gelösten Kohlehydraten; auf solche sind dann natürlich alle nicht grünen Teile der höheren Pflanzen und die große

118) Vgl. Sachs 1875 Geschichte der Botanik. München. Pfeffer Physiologie 1 289. Brown 1899 British Assoc. Dover. Address to the chem. Section. Wiesner 1905 Jan Ingenhousz. Wien.

119) Wiesner 1905 zit. in Anm. 118.

120) Th. de Saussure 1804 Recherches sur la végétation. (Ostwalds Klassiker 15 u. 16.)

Menge von Pilzen etc., die aus Mangel an Chlorophyll keine CO_2-Assimilation haben können, durchaus angewiesen. Zur näheren Betrachtung dieser heterotrophen Organe und Organismen wenden wir uns erst später[121]).

Es sei schließlich unter Hinweis auf die beigegebene Tabelle, die einer Arbeit SCHROEDERS[122]) gekürzt entnommen ist, auf die interessanten Ausführungen dieses Forschers über die Verwendung der solaren Energie hingewiesen.

	Billionen Kalorien im Jahre	Relative Werte
Ausstrahlende Sonnenenergie	$3 \cdot 10^{30}$	$20 \cdot 10^{12}$
Einstrahlung am Rand der Atmosphäre .	1 340 000 000	8 000
Energieverbrauch bei der Wasserverdunstung	340 000 000	2 000
Energieverbrauch bei der CO_2-Assimilation[123])	162 000[123])	1
Energiewert der Weltkohlenförderung . .	6 600	0,04
Arbeitsvermögen des Menschengeschlechtes	70	0,0005

11. Kapitel.

Assimilation des Stickstoffes bei der autotrophen Pflanze.

Durch Umwandlung der im Chlorophyllkorn entstandenen Kohlehydrate geht eine große Anzahl wichtiger Pflanzenstoffe hervor, z. B. die Zellwandstoffe, die Fette und viele organische Säuren. Sie bestehen zum großen Teil nur aus den Elementen C, H und O. Außerdem gibt es zahlreiche andere Pflanzenstoffe, die noch Stickstoff enthalten; sie bilden zwar nirgends die Hauptmasse der Trockensubstanz, aber sie fehlen nie. Die Form, in der der Stickstoff verwertet werden kann, ist nun bei verschiedenen Typen des Pflanzenreiches eine verschiedene, und wir beschränken uns zunächst auf den Stickstoffbedarf der grünen Pflanze, um von ihrer Nahrungsaufnahme ein abgeschlossenes Bild zu bekommen. Freilich sind wir über die Assimilation des Stickstoffes nicht so genau orientiert wie über die des Kohlenstoffes, und das ist bedauerlich; denn man kann den Stickstoff ein ebenso wichtiges Nährmaterial der Pflanze als den Kohlen-

121) Es sei noch auf folgende Arbeiten hingewiesen: HENRICI 1921 Einfluß der Leitfähigkeit der Luft auf die CO_2-Assimilation. Arch. sc. phys. et nat. **3** 276. DIXON u. POOLE 1920 Photosynthese und Elektronentheorie. Proc. Roy. Soc. Dublin **16** 63. DIXON u. BALL 1922 id. Notes bot. school Trinity Coll. Dublin **3** 199.

122) 1919 Naturwissensch. S. 976.

123) Hierbei ist nicht mitgerechnet die Leistung der Planktonpflanzen. Bei Einbeziehung dieser würde sich der Wert vielleicht fast verdoppeln. Das Verhältnis der zur Transpiration der Pflanzen verwendeten Energie zu der bei der Assimilation verbrauchten schätzt SCHROEDER mit Vorbehalt auf 100 : 1.

stoff nennen, da die lebende Substanz, das Protoplasma, stets stickstoffhaltig ist.

Nitrate und Ammonsalze als N-Quellen. Wir kehren zur Wasser- oder Sandkultur zurück, die uns bezüglich des Bedarfes der Pflanze an Aschensubstanz klare Resultate ergeben hat. In den Nährlösungen tritt eine erhebliche Vermehrung des Trockengewichtes ein, sie müssen also alle für das Gedeihen der Pflanzen nötigen Stoffe enthalten. Stickstoff ist der Nährlösung in Gestalt eines Nitrates oder eines Ammoniumsalzes zugesetzt. Es frägt sich nun zunächst, ob ein solcher Zusatz überhaupt nötig ist, ob nicht der ungeheuere Vorrat von freiem Stickstoff, der $^4/_5$ der Atmosphäre ausmacht, von der Pflanze verwertet werden kann. Die Antwort auf diese Frage lautet: nein. Obwohl wir in der unorganischen Natur Vorgänge kennen, die den freien N in Bindung bringen, obwohl wir ferner bestimmte Pflanzen, z. B. die Leguminosen, kennen (Kap. 18), die den freien Stickstoff auszunützen verstehen, so müssen wir doch der gewöhnlichen grünen Pflanze dieses Vermögen absprechen.

Die grundlegenden Feststellungen auf diesem Gebiete verdanken wir Boussingault [1]), der freilich die besonderen Fähigkeiten der Leguminosen nicht erkannte, obwohl er auch mit ihnen viele Versuche anstellte. Indem wir bezüglich dieser auf die spezielle Behandlung in Kap. 18 verweisen, beschränken wir uns hier auf „Nicht-Leguminosen" und nehmen als Beispiel Helianthus argophyllus. Mit dieser Pflanze führte Boussingault drei Versuchsreihen durch: in der ersten entwickelten sich die Pflanzen in Sand ohne alle Mineralzutaten, und insbesondere unter Ausschluß von gebundenem Stickstoff; in der zweiten Serie erhielt derselbe Sandboden Aschensubstanzen und Kalisalpeter; in der dritten Aschensubstanz und statt des Kalisalpeters Kaliumkarbonat. Das Ergebnis der Versuche ist in nachfolgender Tabelle zusammengefaßt:

	Trockensubstanz (Same = 1 gesetzt)	Gebildete organische Substanz (g)	Gewinn an C in 86 Tagen (g)	Gewinn an N in 86 Tagen (g)
I (Sand)	3.6	0,285	0,114	0,0023
II (Sand, Asche, Nitrat) . .	198,3	21,111	8,444	0,1666
III (Sand, Asche, Karbonat) .	4,6	0,391	0,156	0,0027

In den Serien I und III ist es also in der Tat gelungen, den Stickstoff fast ganz auszuschließen; der geringe N-Gewinn dürfte auf die Absorption gasförmigen Ammoniaks aus der Luft zurückzuführen sein. Hand in Hand mit dem Ausschluß des gebundenen Stickstoffes geht nun die geringe Zunahme an Kohlenstoff sowie organischer Substanz und Trockengewicht überhaupt. Bemerkenswert ist aber, daß doch immer noch eine Vermehrung des Trockengewichtes eintreten konnte, und daß diese größer ausfiel bei Düngung mit den Aschensubstanzen als in reinem Sandboden. Der Stickstoffgehalt der Samen reicht also zu einer weiteren Entwicklung, als sie der geringe Vorrat an Aschensubstanzen erlaubt.

Besser als durch die angeführten Zahlen gewinnt man durch die Abbildung Boussingaults eine Anschauung von der ungleichen Entwicklung der verschieden behandelten Pflanzen. Fig. 37 *I* zeigt eine

1) Boussingault 1860—61 Agronomie 1 u. 2.

Pflanze aus der Serie II, und Fig. 37 *2* kann ebensogut ein Exemplar aus der Serie I wie III versinnlichen, denn im Aussehen dieser beiden ist kaum ein Unterschied zu bemerken. Zu den Abbildungen kann noch hinzugefügt werden, daß die Normalpflanzen eine Höhe von 70 cm erreichten und eine stattliche Infloreszenz ausbildeten, während die ohne Stickstoff erwachsenen nur 12 cm hoch wurden und ein Blütenköpfchen von zwerghaften Dimensionen aufwiesen.

Fig. 37. Helianthus argophyllus. *1* mit Salpeterzusatz, *2* ohne denselben. (Gleiche Verkleinerung.) Nach Boussingault, Taf. 2.

Der Versuch zeigt, daß der atmosphärische Stickstoff, das Stickstoffgas, von Helianthus nicht ausgenutzt werden kann[2]); daß ferner Kalisalpeter offenbar eine ausreichende Stickstoffnahrung darstellt, denn das Trockengewicht in Serie II ist ungefähr 60mal so groß als in I. Dieser Erfolg in der Trockengewichtssteigerung ist sehr auffallend, wenn man hört, wie wenig KNO_3 die Pflanzen erhalten haben. Der Topf erhielt im Laufe von 3 Monaten allmählich 1,4 g Kalisalpeter, und diese haben zur normalen Entwicklung von 2 Pflanzen völlig ausgereicht. — Viele Tausende von Kulturen in Wasser und Sand haben seither bestätigt, daß die Salpetersäure für die große Mehrzahl der Phanerogamen eine gute Stickstoffquelle bildet. Auch ist es im Prinzip gleichgültig, an welche Base sie gebunden ist; doch wird man beim Versuch im allgemeinen solche Basen nehmen, die ohnedies nötig sind, also dem Kalium- oder Calciumnitrat den Vorzug vor dem Na-Salz geben.

Nachdem so der Nachweis erbracht war, daß die grüne Pflanze mit Salpetersäure vortrefflich gedeiht, war die ältere, besonders von Liebig[3]) vertretene Anschauung, wonach das Ammoniak die Hauptquelle des pflanzlichen Stickstoffes sei, widerlegt. Man ging aber weiter und stellte die Behauptung auf, daß Ammoniak ein sehr viel schlechteres N-Material sei als die Salpetersäure und glaubte, die früheren Angaben über eine günstige Wirkung des Ammoniaks beruhten samt und sonders darauf, daß das verwendete Ammoniak im Boden durch Bakterien in Salpetersäure übergeführt worden sei. Aber diese auf die Liebigsche Ammoniaktheorie folgende Reaktion hat über das Ziel hinausgeschossen. Spätere Versuche[4]) haben gezeigt, daß auch in steriler Kultur, d. h. bei Ausschluß von Mikroorganismen, in vielen

2) Nachweise, daß „Nichtleguminosen" den atmosphärischen Stickstoff nicht verarbeiten können, bei Otto u. Kooper 1911 Landw. Jahrb. **39** 929.

3) Liebig 1840 Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur. Braunschweig.

4) Pitsch 1896 Versuchsstat. **47** 357. Mazé 1900 Annal. Inst. Pasteur **14** 26. Treboux 1904 Ber. Bot. Ges. **22** 570. Gerlach u. Vogel 1905 Cbl. Bakt.

Fällen dem Ammoniak ungefähr der gleiche, bei gewissen Pflanzen sogar ein größerer Nährwert zukommt, wie der Salpetersäure. Wenn man mit Ammoniumsalzen gelegentlich schlechte Erfahrungen gemacht hat, so rührt das vielfach daher, daß durch bevorzugten Verbrauch des Ammoniums und das Uebrigbleiben der Säure diese letztere, sei es im Zellsaft, sei es in der Außenlösung, giftig wirkte. Wir haben diese sog. „physiologische Azidität der NH_4-Salze“ schon besprochen (S. 158 Anm. 45). Sie kann durch Beigabe von $CaCO_3$ behoben werden. Sehen wir von dieser säuernden Wirkung aber ab, so sind NH_4-Salze, so das Sulfat, das Phosphat, das Ammoniummagnesiumphosphat gute N-Quellen. Andere Ammoniumsalze, etwa Karbonate, die umgekehrt durch alkalische Reaktion schaden könnten, dürfen nur in nicht zu starker Konzentration geboten werden. — Da, wie gleichfalls oben schon erwähnt, die Nitrate sog. „physiologisch alkalische“ Salze sind, ist auch bei ihnen im Laufe der Kultur stets auf Beibehaltung einer zuträglichen chemischen Reaktion zu achten. Diese spielt meist eine größere Rolle als die Frage, ob der N wie im Salpetermolekül an O_2 oder wie im Ammonium an H_2 gebunden ist.

In dritter Linie wären noch die Nitrite zu nennen, deren Verwendbarkeit als N-Quelle in der neueren Literatur[5]) mehrfach hervorgehoben wird.

Endlich wäre noch der Huminsubstanzen zu gedenken, die stets Stickstoff bis zu 1 Proz. und mehr der Trockensubstanz beigemengt enthalten (S. 151); daß ihr Stickstoffgehalt wenigstens zum Teil von den höheren Pflanzen ausgenützt werden kann, ist nicht unwahrscheinlich, jedoch nicht exakt nachgewiesen[6]).

Auf die für heterotrophe Pflanzen brauchbaren Stickstoffverbindungen gehen wir später (Kap. 14) ein. Was Algen sowie autotrophe Flagellaten[7]) angeht, so sind offenbar, wie zumal aus den ausgedehnten Erfahrungen Pringsheims[8]) an Reinkulturen dieser Organismen hervorgeht, für sie sowohl Nitrate wie Ammoniumsalze in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle brauchbar, und auch hier ist es von großer Bedeutung, darauf zu achten, daß die Reaktion der Lösung nicht durch das Wachstum verändert und ungünstig wird. Nur für wenige Formen wird angegeben, daß sie Ammoniumsalze, aber keine Nitrate benutzen[9]), oder daß sie nur Nitrate, aber keine Ammoniumsalze verwenden können[10]); zweifellos wären noch weitere Erfahrungen hier erwünscht, denn es wird später bei den Heterotrophen davon die Rede sein, daß sie sich besonders durch verschiedene Ansprüche rücksichtlich der N-Ernährung unterscheiden.

Vielfach sind auch Blaualgen[11]) mit bestem Erfolg unter Zufuhr von Nitraten oder Ammoniumsalzen in mineralischen Lösungen gezüchtet worden. Für manche

---

II **14** 124. Soave 1906 Annali di bot. **4** 99 (Bot. Cbl. **102** 303). Pantanelli u. Severini 1910 u. 1911 Staz. speriment. agr. Ital. **43** 449 **44** 873. Weevers 1916 Rec. trav. bot. néerl. **13** 63. Olsen 1923 zit. in Anm. 63 S. 162.

5) Treboux 1904 zit. in 4. Stutzer 1906 Ref. Bot. Cbl. **105** 569. Schulze 1911 Ref. Bot. Cbl. **117** 334. Nach Kellner (Versuchsstat. **72** 311) haben Percia-bosco und Rosso Buchweizen in steriler Lösung mit Nitrit als einziger N-Quelle sich gut entwickeln sehen. Für Blaualgen: Märtens Anm. 11.

6) Nikitinsky 1902 Jahrb. wiss. Bot. **40** 365.

7) Küster 1921 Die Kultur der Mikroorganismen. Leipzig. Vergleiche auch F. v. Wettstein 1921 Oesterr. Bot. Zeitschr. **70** 23.

8) 1912 Beitr. z. Biol. **11** 305; 1914 **12** 1 (Euglena) u. 413. 1918 Ber. Bot. Ges. **36** 482 (Desmidiaceen). Wenn Pringsheim findet, daß Desmidiaceen in neutraler oder basischer Lösung besser gedeihen als in saurer, so ist dieser Befund mit der Bevorzugung saurer Moorwässer durch diese Algen noch in Einklang zu bringen.

9) Pringsheim 1912 l. c. **11** 305 (Closterium).

10) Patchovsky 1919 Ber. Bot. Ges. **37** 404 (Chara fragilis).

11) Pringsheim 1914 l. c. **12** 49. Glade 1914 Diss. Halle. Harder 1917 Zeitschr. f. Bot. **9** 145. Märtens 1914 Diss. Halle.

werden aber ausdrücklich Nitrate als bevorzugte N-Quelle angesprochen. — Beachtenswert sind Ausfallserscheinungen infolge ungenügender Zufuhr stickstoffhaltiger Nährstoffe; das Chlorophyll wird abgebaut, und Grünalgen verblassen oder es tritt Gelbfärbung ein durch Ueberwiegen der Karotinoide. Cyanophyceen verfärben sich im Stickstoffhunger nach gelbbraun[12]), weil sowohl Chlorophyll als auch Phycocyan abgebaut wird, die Karotinoide als nicht N-haltige Stoffe aber übrig bleiben[13]).

Sehen wir uns nun nach den **Stickstoffquellen der Pflanze in der Natur** um. Mineralien, Stoffe rein anorganischen Ursprungs, die gebundenen Stickstoff enthalten, sind jedenfalls sehr selten[14]). Das Vorkommen von Natrosalpeter[15]) scheint mit dieser Behauptung in Widerspruch zu stehen, allein es ist kaum zweifelhaft, daß der Natronsalpeter in der Natur auf Reste von Organismen zurückzuführen ist. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist die Gesamtmenge von gebundenem Stickstoff, die zurzeit auf unserem Planeten vorhanden ist, durch Bindung von gasförmigem Stickstoff entstanden. Auch heute noch finden Prozesse statt, die auf eine Bindung gasförmigen Stickstoffes hinarbeiten, aber auch der umgekehrte Vorgang, die Entstehung gasförmigen Stickstoffes aus gebundenem, fehlt nicht. Jede Stickstoffbindung bedeutet nun für die meisten grünen Pflanzen den Gewinn eines Nährstoffes aus einer Substanz ohne Nährwert, und jede Bildung von gasförmigem Stickstoff aus Stickstoffverbindungen ist ein Nährstoffverlust für sie. Darum sind diese beiden Prozesse in der Natur, die wir kurz als „Stickstoffgewinn“ und Stickstoffverlust“ bezeichnen können, von größter Wichtigkeit.

Ein **Stickstoffgewinn** kann unter verschiedenen Umständen eintreten. Wenn wir von den nur im Laboratorium erzielbaren Bedingungen hier ganz absehen, so bleiben zwei Prozesse der Stickstoffbindung übrig; von diesen ist der eine, weil Organismen dabei die Hauptrolle spielen, später ausführlich zu besprechen, und nur der andere kann hier erwähnt werden. Es ist die Oxydation des Stickstoffes zu Salpetersäure und salpetriger Säure, die sich unter dem Einfluß elektrischer Entladungen vollzieht, und die demgemäß auch in der Atmosphäre, besonders bei Gewittern, stattfinden muß. In der Tat bringt Regen, Nebel und Schnee nachweisbare und sogar wägbare Mengen dieser Stickstoffsäuren gelöst auf die Erde, wie das in eingehendster Weise wieder Boussingault[16]) gezeigt hat. Das Maximum, das er gefunden hat, beträgt 6 mg Salpetersäure im Liter Regen; meist aber sind in diesem Volumen nur 3, 2, 1 mg oder noch weniger Salpetersäure enthalten. Man kann nicht sagen, daß eine sehr auffallende Beziehung zwischen der Häufigkeit der Gewitter und der Menge der Salpetersäure im Regenwasser bestehe; auch in der gewitterlosen Zeit ist noch immer reichlich gebundener N im Regen nachzuweisen. Das hängt vielleicht damit zusammen, daß schwächere elektrische Entladungen, die in der Luft nie fehlen dürften, schon zur Bindung von Stickstoff genügen, vielleicht aber auch damit, daß ein Teil der in der Atmosphäre vor-

12) Boresch 1914 Jahrb. wiss. Bot. **52** 145. Schindler 1913 Zeitschr. f. Bot. **5** 497.

13) Ueber Giftwirkung von Nitraten vgl. u. a. Böttger 1921 Cbl. Bakt. II **54** 220. — Ueber die Stickstoffernährung der Meeresalgen (Rotalgen und Braunalgen) liegen leider erst ganz ungenügende Erfahrungen vor. Ueber Diatomeen vgl. Richter 1906 Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. **115** 55. — Auf die Flechtenalgen kommen wir später zurück (Kap. 18). Ueber Moose vgl. Servettaz 1913 Ann. sc. nat. **17** 111 (NH_4-Salze sollen für bestimmte Formen besser sein als Nitrate). Pringsheim 1921 Zeitschr. f. wiss. Bot. **60** 499 (Nitrat und Nitrit ist für Leptobryum zur Erzielung beblätterter Pflanzen brauchbar, nicht aber Ammonium).

14) Erdmann 1906 (Ber. Chem. Ges. **29** 1710) hat in ganz reinen nordischen Urgesteinen gebundenen Stickstoff in freilich sehr geringer Menge gefunden (0,028 Proz. und weniger).

15) Vgl. auch Headden 1916 Cbl. Bakt. II **44** 213.

16) Boussingault 1861 Agronomie II 325.

handenen Salpetersäure vom Erdboden stammt, von dem sie in Form von Staub weggegangen ist. In den Tropen ist aber der Gehalt des Regens an gebundenem Stickstoff sehr viel größer als bei uns; MUNTZ und MARCANO[17]) fanden in Caracas bis zu 16 mg Salpetersäure pro Liter.

Im ganzen gelangt also jedenfalls immer nur wenig gebundener Stickstoff auf die Erde, nach AD. MAYER[18]) im Jahr auf den Hektar noch nicht einmal 1 kg (in den Tropen aber eventuell 6 kg), während die Pflanzenwelt, die auf einer solchen Fläche wächst, im Durchschnitt nach BOUSSINGAULT etwa 50 kg Stickstoff pro Jahr zu ihrem Aufbau gebraucht. So ist ein dauerndes Gedeihen der Pflanze in der Natur nur dadurch möglich, daß der Stickstoff aus den absterbenden Organismen wieder in den Boden gelangt und von einer neuen Generation ausgenutzt wird. Die stickstoffhaltige Substanz toter Tiere und Pflanzen wird durch Mikroorganismen verändert und wenigstens zum Teil in Ammoniak übergeführt, der Rest findet sich in den schwerlöslichen Huminsubstanzen. Für Ammoniak hat aber der Boden ein lebhaftes Absorptionsvermögen, und so wird ein Teil des bei der Verwesung entstehenden NH_3 in der Erde fixiert. Durch Mikroorganismen erfolgt dann im Erdboden eine Ueberführung des Ammoniaks in salpetrige und Salpetersäure (Nitrifikation, Kap. 17).

Die **Stickstoffverluste** in der Natur können zunächst lokal sein. Das bei der Verwesung entstehende Ammoniak wird — soweit es überhaupt unverändert bleibt — nur zum Teil absorbiert; eine gewisse, nicht ganz geringe Menge geht auch in gasförmiger Gestalt in die Luft über[19]), wo es an salpetrige und Salpetersäure oder auch an Kohlensäure gebunden nachzuweisen ist. Dieses Ammoniak kehrt mit den atmosphärischen Niederschlägen zur Erde zurück. Nach A. MAYER[18]) entfällt durchschnittlich auf den Hektar im Jahr ca. 2 Kilo Stickstoff in Form von Ammoniak, das zusammen mit dem vorhin erwähnten einen Kilo in Salpeter- und salpetriger Säure vom Regen gebracht wird. Das verdunstende Ammoniak geht also im ganzen für die Pflanzenwelt nicht verloren, wohl aber kann es von einem bestimmten Ort weggetragen werden und einem anderen zukommen; es kann auch den Landpflanzen ganz entzogen werden, wenn es mit dem Regen ins Meer gelangt. Aehnlich verhält es sich mit der Salpetersäure; wenn diese bei der Nitrifikation von Ammoniak im Boden entsteht, so kommt sie den Pflanzen an der betreffenden Stelle nur dann zugute, wenn sie bald von den Wurzeln aufgenommen wird. Da eine Absorption im Erdboden nicht möglich ist, so wird alle nicht von der Wurzel aufgenommene Salpetersäure durch den Regen ausgewaschen und in die Flüsse oder endlich in das Meer verschleppt. Ungleich wichtiger als die besprochenen Erscheinungen, die sich bei genauer Betrachtung nur als Wanderungen und Wandlungen, nicht als Verluste des gebundenen Stickstoffes herausstellen, ist die Entstehung gasförmigen Stickstoffes. Eine solche findet bei der Entwicklung der höheren Pflanze nirgends statt[20]), wie denn überhaupt die grüne Pflanze in ganz anderer Weise sparsam mit dem aufgenommenen Stickstoff wirtschaftet als das Tier; dagegen ist eine Entbindung von N bei manchen bakteriellen (Kap. 16) Zersetzungen und auch bei Verbrennungen konstatiert. Wenn es nun gar keine Organismen gäbe, die freien Stickstoff zu nützen verständen, so wären diese Verluste unwiederbringliche. Tatsächlich sind aber solche Organismen bekannt, und ihre Tätigkeit ist offenbar von Wichtigkeit für den Kreislauf des Stickstoffes.

Wir kommen auf diese Lebewesen später (Kap. 18) zurück. — An dieser Stelle wollen wir nur hervorheben, daß wir trotz der mancherlei Kenntnisse, die uns die letzten Jahre über diesen Prozeß der N-Bindung gebracht haben, dennoch über die quantitative Seite desselben keine Vorstellung haben, so daß es völlig unmöglich ist zu sagen, ob die stickstoffbindenden oder die stickstoffentbindenden Vorgänge auf der Erde dominieren, oder ob beide etwa im Gleichgewicht stehen. Wenn man bedenkt, daß ursprünglich auf der Erde gar kein gebundener Stickstoff vorhanden war, so möchte man geneigt sein anzunehmen, daß seine Menge auch heute noch im Steigen begriffen sei, und daß dementsprechend gegenwärtig mehr Organismen existieren können als vor Jahrtausenden.

---

17) MUNTZ u. MARCANO 1889 Compt. rend. **108** 1026.

18) AD. MAYER, Agrikulturchemie **1** 205. Aus Zahlenangaben bei CLARK (1911 Geochemistry, Washington) kann man berechnen, daß durchschnittlich im Jahre etwa $^1/_5$ kg gebundenen N auf diese Weise auf den Hektar gelangt.

19) Genaue Angaben über den NH_3-Gehalt der Luft sind referiert bei NIENBURG 1919 Zeitschr. f. Bot. **11** 1. — Ueber den N-Haushalt der See vgl. BRANDT 1919 Wiss. Meeresuntersuch. Kiel N. F. **18** 187.

20) CASTORO 1904 Versuchsstat. **60** 41.

N-Aufnahme durch die Pflanze. Nach der Art des Vorkommens von gebundenem Stickstoff in der Natur liegen drei Möglichkeiten für die grüne Pflanze vor, ihn aufzunehmen:

1. Sie kann sich aus dem Boden das absorbierte Ammoniak oder die Salpetersäure durch die Wurzel verschaffen.
2. Sie kann aus der Luft das gasförmige Ammoniak durch die Blätter entnehmen.
3. Sie kann aus der Luft durch die Blätter Regenwasser und die in ihm gelösten Stickstoffverbindungen aufnehmen.

Von diesen Möglichkeiten kommt im wesentlichen nur die erste in Betracht. Die Aufnahmefähigkeit der Blätter für gasförmiges Ammoniak ist zwar erwiesen[21]; da es aber in der Luft nur in so geringen Spuren vorkommt, hat diese Fähigkeit der Blätter keine praktische Bedeutung. Bei Gegenwart größerer Düngermassen kann die Menge des NH_3 in der Luft freilich beträchtlich zunehmen, und es ist wohl möglich, daß es dann die Entwicklung mancher Pflanzen günstig beeinflußt[22]). — Die Aufnahme von im Regen gelöstem gebundenem Stickstoff durch die Blätter kann nicht bezweifelt werden, doch ist auch seine Menge eine so geringe, daß die gewöhnliche Landpflanze auf eine Aufnahme aus dem Boden angewiesen ist.

N-Gehalt der Böden. Ueber den Gehalt der Böden, und zwar zunächst der unkultivierten, an Ammoniak liegt eine große Literatur vor, auf deren Diskussion wir hier nicht eingehen können.

Danach verhalten sich die verschiedenen — unbearbeiteten und ungedüngten — Böden bezüglich ihres Ammoniakgehaltes ungleich: der Basalt- und Lehmboden enthält am meisten, Sand- und Moorboden am wenigsten. Uebrigens nimmt die Menge des Ammoniaks rasch ab, wenn man in die Tiefe des Bodens geht.

Bei Untersuchung von unkultivierten Böden auf Salpetersäure fand Baumann[23]) meist nur so geringe Spuren, daß sie nicht quantitativ ermittelt werden konnten.

Die Pflanze trifft also in der Natur nur sehr wenig gebundenen Stickstoff im Boden an, und ihr Gedeihen daselbst ist nur zu verstehen bei Berücksichtigung der früher besprochenen Eigenschaften des Wurzelsystems, das vor allem durch die Beherrschung einer großen Bodenmasse die Aufnahme eines spärlich vorkommenden Stoffes ermöglicht; freilich ist anzunehmen, daß der Stickstoff sehr häufig ein begrenzender Faktor ist, daß daher von seiner Menge die Menge der Pflanzenproduktion in der Natur mit abhängt.

Stickstoffdüngung. Das Gedeihen von Pflanzen auf natürlichen Böden zeigt jedenfalls an, daß sie sich andauernd den nötigen Stickstoff anzueignen verstehen. Anders steht die Sache mit den Kulturpflanzen. Aus den gleichen Gründen, wie sie bei Besprechung der Aschensubstanzen auseinandergesetzt wurden, treibt die Landwirtschaft notwendigerweise auch in Beziehung auf den Stickstoff Raubbau. Denn wenn auf dem Hektar im Jahr 50 kg Stickstoff in der Ernte gewonnen und zum guten Teil auch vom Acker weggeführt werden, so muß bei einem gleichzeitigen jährlichen Gewinn von nicht ganz 3 kg Stickstoff notwendigerweise eine rapide Verarmung an gebundenem Stickstoff eintreten, die nur durch Düngung hintangehalten werden kann. — Ein Teil des vom Acker weggeführten Stickstoffes findet sich in den Exkrementen des Viehes wieder, und so erklärt sich die günstige Wirkung der auch in der primitivsten Form der Landwirtschaft üblichen Düngung mit Mist. Allein der Stickstoff-

21) Schlössing 1874 Compt. rend. **78** 700. Nienburg zit. Anm. 19 (Flechten).
22) Kerner 1887 Pflanzenleben **1** 60.
23) A. Baumann 1887 Versuchsstat. **33** 247.

gehalt des Mistes reicht bei weitem nicht aus, um die Verluste zu decken. Es wird ja ein Teil des geernteten Stickstoffes direkt mit der Ernte oder indirekt mit dem Vieh verkauft, und der Rest, der im Miste enthalten ist, wird im großen und ganzen in Ammoniak übergeführt, kann also als solches durch Verdunstung oder nach der Nitrifikation durch Auswaschung weiter verringert werden; dazu kann noch die Bildung freien Stickstoffes in den Misthaufen als weitere Quelle von Verlusten hinzukommen. Somit ist für jede rationelle Landwirtschaft neben etwas Knochenmehl und anderen organischen Stickstoffdüngemitteln künstlicher Stickstoffdünger unentbehrlich. Als solcher kam früher vor allen Dingen der in den ungeheueren Lagern Perus gewonnene Natronsalpeter (Chilisalpeter) in Betracht, der schon seit den 30er Jahren des 19. Jahrhunderts in England zu dem Zweck eingeführt wurde und heute noch in großen Massen verbraucht wird [24]). Neben dem Chilisalpeter muß noch das schwefelsaure Ammoniak [25]) genannt werden, das als Nebenprodukt der Gasfabrikation in den Handel kommt und im allgemeinen fast ebenso günstige Wirkung zeigt wie der Chilisalpeter.

Von der größten Bedeutung ist aber für die Landwirtschaft der Erfolg der Technik geworden, den Luftstickstoff im großen in gebundene Formen überführen zu können. Bereits im Anfang dieses Jahrhunderts (1905/06) wurde auf diese Weise nach dem Verfahren von FRANK und CARO [26]) der sog. Kalkstickstoff (Calciumcyanamid, $CaCN_2$) hergestellt, der im Boden unter dem Einfluß von Wasser und Kohlensäure zunächst in Cyanamid und darauf in Harnstoff umgewandelt und dann durch Mikroorganismen in kohlensaures Ammoniak übergeführt wird. — Ungefähr um die gleiche Zeit wurde in Norwegen nach dem Verfahren von BIRKELAND-EYDE [26]) durch Oxydation des Luftstickstoffes zu Salpetersäure der Kalksalpeter dargestellt, der aber wegen der Kostspieligkeit der Herstellung und wegen seiner hygroskopischen Eigenschaften wohl kaum umfangreichere Verwendung finden wird.

Seit dem Jahre 1915 werden in Deutschland nach dem Verfahren von HABER und BOSCH [26]) große Mengen von Natronsalpeter, schwefelsaurem und salpetersaurem Ammoniak und neuerdings auch von Harnstoff (mit 46,5 Proz. Stickstoff!) in sehr reinem Zustande aus Luftstickstoff hergestellt, die die größte Bedeutung als Stickstoffdüngemittel erlangt haben. Auch Ammoniumbikarbonat kommt als N-Dünger in den Handel.

Von größter Wichtigkeit sind ferner für die Landwirtschaft diejenigen Pflanzen, die den Stickstoff der Luft binden; von ihnen soll später gesprochen werden [27]).

Eiweißkörper. Nachdem wir die Verbindungen des Stickstoffes kennen, die in der Pflanze verarbeitet werden können, wenden wir uns zu der Frage, wo und wie sie assimiliert werden. Damit betreten wir ein Gebiet, auf dem noch viel unklar ist. Als ein Endprodukt der Stickstoffassimilation sind die Eiweißkörper zu betrachten. Diese Klasse von chemischen Verbindungen wird mit Recht für besonders wichtig gehalten, und deshalb wollen wir hier noch einige

24) Vgl. auch MITSCHERLICH u. Mitarbeiter, Landwirtsch. Jahrb. **54** 477. (Alkalische Reaktion auf Sandböden infolge von $NaNO_3$-Düngung.)

25) Auch Ammoniumchlorid kann als Dünger dienen (vgl. HELLER 1918 Naturwissensch. Wochenschr. **18** 694. Ueber die für den Physiologen interessante $(NH_4)_2SO_4$-Darstellung aus Harn mittels Soja-Urease (Kap. 12) vgl. LÖVGREN 1921 Biochem. Zeitschr. **119** 264.

26) Vgl. Artikel „Stickstoffverwertung" 1913 im Hdwb. d. Naturwissensch. **9** und HABER 1922 Naturwiss. **10** 41.

27) Ueber Stickstoffdüngung der Weiden: HANSEN 1922 Zeitschr. f. Pflanzenernährung **1** 49. Ueber Stickstoffverbindungen im Waldboden: VOGEL v. FALCKENSTEIN 1913 Intern. Mitt. Bodenkunde **3** 494.

Worte über sie einfügen[28]), doch müssen die folgenden Bemerkungen recht lückenhaft ausfallen.

In den Aufbau der Eiweißkörper gehen meist 5 Elemente ein: H, O, N, C, S; dazu kann noch P kommen. Das Mengenverhältnis dieser Elemente wechselt sehr und mit Angaben über den prozentischen Anteil der einzelnen ist sehr wenig gewonnen (C: 51—55 Proz., H: 7 Proz., N: 15—19 Proz., S: 0,4—2,5 Proz., O: 20—30 Proz.). Gemeinsam sind aber den Proteinsubstanzen gewisse physikalische Eigenschaften, chemische Reaktionen und ähnliche Abbauprodukte.

Vor allen Dingen ist der lyophil-kolloidale (S. 15) Zustand der Eiweißkörper hervorzuheben. Wegen der besonderen Größe ihres Moleküls — das Mol.-Gewicht beträgt über 1000 — sind die Eiweißkörper nicht imstande, durch tierische Häute oder durch Pergament zu diffundieren. Ihre Lösungen haben die Eigentümlichkeit, nicht sehr haltbar zu sein; schon durch geringfügige Ursachen wird das Eiweiß ausgefällt, und sehr häufig ist mit dieser Koagulation eine starke Veränderung verbunden; die Ausfällung ist zwar quellbar, aber ihre abermalige Lösung ist ohne tiefgreifende chemische Veränderung nicht mehr möglich. Solche Fällungen werden erzielt: durch Alkohol, durch Siedehitze, durch starke Mineralsäuren, sowie durch die sog. Alkaloidreagentien (Phosphorwolframsäure, Gerbsäure etc.). Dagegen kann man durch Aussalzen (d. h. Wasserentzug, Entquellung, besonders mit Ammoniumsulfat) die Eiweißkörper in eine feste, manchmal sogar in die kristallinische Form überführen, ohne sie chemisch zu verändern; das ausgesalzene Eiweiß bleibt also löslich. Im einzelnen ist noch folgendes zu sagen: Eiweißkörper sind amphotere Elektrolyte, d. h. sie verbinden sich nach stöchiometrischen Gesetzen sowohl mit Basen wie mit Säuren zu elektrolytisch dissoziierten Salzen. Ob nun ein Eiweißkörper als Säure oder als Base fungiert, d. h. ob er vorwiegend Anionen oder Kationen bildet, hängt von der Wasserstoffzahl des Mediums ab. Es gibt für jeden Eiweißkörper eine Wasserstoffzahl, bei welcher er Anionen wie Kationen in gleicher Zahl, beide aber nur in ganz geringer Menge bildet, ein Punkt, bei dem er also sich weder mit Säuren noch mit Basen in nennenswerter Weise verbinden kann. Man nennt diesen Punkt, in dem das Eiweiß ungeladen, nicht ionisiert ist, den isoelektrischen Punkt des betreffenden Proteins. Er liegt bei den meisten Eiweißkörpern auf der sauren Seite, z. B. bei $p_H = 4{,}8$, 4,7 usw. Löst man also Eiweiß in Wasser, so wird in den meisten Fällen eine saure Lösung resultieren, das Eiweiß dissoziiert H-Ionen ab. Setzt man nun eine schwache Säure zu, so wird die Dissoziation der H-Ionen zurückgedrängt, und endlich wird man an den isoelektrischen Punkt kommen, wo die Zahl der H- und OH-Ionen gleich und ein Minimum ist. Hier hat die Oberflächenspannung an der Phasengrenze ihr Maximum, weil die Ladung = 0 ist; Folge dieser großen Oberflächenspannung ist die große Neigung zur Ausflockung am isoelektrischen Punkt[29]).

Es gibt gewisse Farbenreaktionen der Eiweißkörper, von denen einige der wichtigsten angeführt werden müssen:

1. Durch Natronlauge und einige Tropfen einer schwachen Kupfersulfatlösung entsteht eine blauviolette bis rote Färbung (Biuretreaktion).

2. Erwärmen mit konzentrierter Salpetersäure gibt Gelbfärbung (Xanthoproteinreaktion).

3. Kochen mit einer Lösung von salpetersaurem Quecksilberoxyd, die salpetrige Säure enthält, gibt eine rote Färbung (Millons Reaktion).

28) Vgl. die S. 4 genannten Lehrbücher der physiologischen Chemie und die zusammenfassenden Darstellungen von Cohnheim, Chemie der Eiweißkörper. 2. Aufl. Braunschweig. Kossel 1901 Ber. Chem. Ges. 34 3214. Hofmeister 1902 Ergebnisse der Physiologie 1 1 (Biochemie) 759. Emil Fischer 1907 Sitzungsber. Berlin. Akad. Plimmer 1914 Chemische Konstitution der Eiweißkörper. Dresden u. Leipzig. Abderhalden 1923 Lehrbuch der physiol. Chemie. 5. Aufl. Jena.

29) Michaelis 1922 Prakt. physik. Chemie. 2. Aufl. Berlin. Löb 1922 Proteins and the theory of colloid behaviour. New York, London, und 1923 Naturwissensch. 213.

4. Zusatz von alkoholischer α-Naphtollösung und von konzentrierter Schwefelsäure gibt eine blaue Färbung (Molischs Reaktion).

5. Beim Kochen mit Natronlauge und einem Bleisalz entsteht ein schwarzer Niederschlag (Schwefelbleireaktion).

Diese Reaktionen kommen, abgesehen von der Biuretprobe, nicht durch das Eiweißmolekül im ganzen zustande, sondern durch einzelne Bestandteile desselben, und die Millonsche Reaktion weist auf einen anderen Eiweißbestandteil hin als die Schwefelbleireaktion, diese auf einen anderen als die Molischsche. Man unterscheidet nämlich im Eiweißmolekül eine Anzahl von „Kernen", und man hat diese durch Studium der Eiweißspaltung näher kennen gelernt. Besonders hat die hydrolytische Spaltung wertvolle Resultate ergeben, weil sie offenbar keine tiefgreifende Veränderung der Spaltungsprodukte veranlaßt. Eine hydrolytische Spaltung kann sowohl durch siedende Mineralsäuren oder Laugen als auch durch Enzyme (Proteasen; vgl. Kap. 12 u. 13) herbeigeführt werden. Das Eiweiß wird durch die proteolytischen Enzyme zuerst in kleinere Moleküle übergeführt; es entstehen komplizierte Gemenge von Abbauprodukten. Was man daraus mit Ammonsulfat aussalzen kann, nennt man Albumosen, die nicht aussalzbaren, aber noch Biuretreaktion gebenden Anteile Peptone. Albumosen und Peptone kann man, wiewohl sie nicht mehr koagulierbar sind, noch zum Eiweiß rechnen; manche Peptone enthalten keinen Schwefel mehr. Bei weiterer Zerspaltung der Peptone entstehen Produkte, die keine Biuretreaktion mehr geben, also kein Eiweiß mehr sind: neben Kohlehydraten[30]) und Ammoniak, vor allem Aminosäuren[31]), von denen schon viele rein dargestellt, in ihrer Konstitution klargelegt und auch synthetisch gewonnen worden sind[32]). Für sie ist charakteristisch, daß an einem C-Atom ihres Moleküls, dem α-C-Atom, eine Karboxyl- und eine Aminogruppe sitzt, daß sie infolge davon amphotere Elektrolyte sind, daß sie alle, mit Ausnahme des Glykokolls, optisch aktiv, wie die Proteine selbst, und zwar entweder rechts- oder linksdrehend im Organismus vorkommen. Wir geben folgende Uebersicht[33]) der Aminosäuren:

I. Fettreihe.

1. Monoaminosäuren: Glykokoll, 1820 im Leim entdeckt. Aminoessigsäure. Im Pflanzeneiweiß, wo überhaupt, nur in geringer Menge enthalten.

d-Alanin (Aminopropionsäure), fehlt keinem Protein.

d-Aminobuttersäure.

d-Valin (Aminoisovaleriansäure), 1856 im tierischen Körper, 1883 von Schulze in Lupinenkeimlingen nachgewiesen.

d-Leucin (Aminokapronsäure), einer der wichtigsten Bausteine des Eiweißmoleküls, 1818 entdeckt; von Schulze als Bestandteil des pflanzlichen Proteins erkannt.

30) Kohlehydratreste scheinen nur bei den als Glykoproteide zusammengefaßten Eiweißkörpern Molekülbestandteile zu sein. Wenn andere Proteine Kohlehydratreaktion geben, so soll das auf Beimengung von Glykoproteiden beruhen. Ueber die bei Säurehydrolyse entstehenden Melanine (sog. Humine), vgl. die chemische Literatur (Salkowski 1922 Biochem. Zeitschr. **133** 1).

31) Vgl. Kossel 1922 Naturwiss. **10** 999.

32) Ueber die Ninhydrinreaktion zum Nachweis der Lokalisation von Aminosäuren im Gewebe vgl. Harding u. Mitarb. 1916 Journ. biol. Chem. **25** 319 u. 337 und Loew 1918 Flora **110** 262. (Die Blaufärbung mit diesem Reagens deutet nur dann, wenn bestimmte Amine und Ammoniumsalze fehlen, eindeutig auf Aminosäuren). Riffart 1922 Biochem. Zeitschr. **131** 78.

33) Nach Plimmer Anm. 28.

d-Isoleucin (1904 von EHRLICH in Rübenmelasse gefunden).
l-Asparaginsäure (Aminobernsteinsäure), 1868 von RITTHAUSEN im pflanzlichen Eiweiß nachgewiesen. Ihr Monamid Asparagin wies ROBIQUET 1806 im Spargelsaft nach.
d-Aminoglutarsäure (1866 von RITTHAUSEN im Klebermehl gefunden); geht durch Erhitzen unter Wasseraustritt in Pyrrolidonkarbonsäure über, daher leitet sich die Vermutung ab, daß der im Chlorophyll vorhandene Pyrrolkern (S. 180) vielleicht auf Aminoglutarsäure zurückgeht. Ihr Monamid ist das Glutamin.

2. Diaminosäuren: d-Lysin (Diaminokapronsäure), 1889 entdeckt, später von SCHULZE und WINTERSTEIN in keimenden Samen gefunden.
d-Arginin, 1886 von SCHULZE in den Kotyledonen keimender Lupinen gefunden. In allen Proteinen gefunden. Zerfällt in Ornithin (Diaminovaleriansäure) und Harnstoff. KIESEL 1922 Zeitschr. f. physiol. Chemie **118** 247, 267.

3. Oxyaminosäuren. l-Serin (Oxyaminopropionsäure).
Oxyaminoglutarsäure.

4. Thioaminosäuren. l-Cystin, das durch weiteren Abbau l-Cystein liefert.

II. Aromatische Reihe.

l-Phenylalanin (1879 von SCHULZE in keimenden Lupinen gefunden).
l-Tyrosin (Oxyphenylalanin), fast regelmäßiger Proteinbestandteil (1846 LIEBIG).

III. Heterozyklische Körper.

l-Prolin (l-Pyrrolidinkarbonsäure).
l-Oxyprolin.
l-Tryptophan (Indolaminopropionsäure). Tryptophanreaktion ist die rötlich-violette Färbung, die tryptophanhaltige Eiweißabbauprodukte mit Chlor- oder Bromwasser geben. — Ueber Tryptophan in Pflanzen: KRETZ 1922 Biochem. Zeitschr. **130** 86.
l-Histidin (Imidazolaminopropionsäure), 1896 von KOSSEL entdeckt; von SCHULZE und WINTERSTEIN in vielen pflanzlichen Eiweißkörpern nachgewiesen.

Nachdem wir diese Uebersicht gewonnen haben, können wir nachtragen, daß von den oben genannten Eiweißreaktionen die Xanthoprotein- und die MILLONsche Reaktion auf den Tyrosinkern, die MOLISCHsche Reaktion auf Kohlehydrate (Oxymethylfurfurolreaktion), die Schwefelbleireaktion auf den schwefelhaltigen Kern (Cystin) hinweist; nur die Biuretreaktion kommt dem ganzen Eiweißmolekül zu (vgl. PLIMMER S. 150).

Aller Wahrscheinlichkeit nach entstehen diese Aminosäuren bei der hydrolytischen Spaltung ohne tiefgreifende Veränderung des Eiweißmoleküls. Mit anderen Worten, das Eiweiß besteht im wesentlichen aus einer großen Anzahl von derart gekoppelten Aminosäuren, daß eine COOH-Gruppe mit der NH_2-Gruppe der nächsten Säure unter Wasseraustritt sich bindet. Für diese „Säureamidverkettung" ist also die Gruppe CO—NH charakteristisch, die HOFMEISTER (1902) zuerst als kennzeichnend für das Eiweißmolekül ansprach[34]). Der erste Schritt zur Proteinsynthese ist denn auch dadurch geschehen, daß es gelang, durch Verbindung zweier bis vieler (19) Aminosäuren die sog. Polypeptide zu erhalten, d. h. Stoffe, die den Proteinen oder ihren höheren Spaltungsprodukten schon ganz nahe stehen, indem sie zum Teil Biuretreaktion geben, auch enzymatisch spaltbar und aussalzbar sind[35]).

34) Ueber die Frage nach dem Vorkommen von Diketopiperazin im Eiweißmolekül vgl. ABDERHALDEN 1923 Zeitschr. f. physiol. Chemie **128** 119.
35) E. FISCHER 1906 Untersuchungen über Aminosäuren, Polypeptide und Protein. Berlin.

Es ist auch gelungen, Polypeptide durch enzymatischen Abbau zu gewinnen, die den entsprechend synthetisch hergestellten gleich sind. Man nimmt also an, daß das Eiweißmolekül aus Polypeptidketten besteht. Diese aber werden ihrerseits nicht durch die Hofmeistersche Bindung, sondern in anderer unbekannter Weise zusammengehalten. Wie wir noch hören werden, wird diese unbekannte Verkettungsform der Polypeptide durch manche Enzyme gelöst, welche die Hofmeistersche Bindung nicht zerreißen. — Neben Aminosäuren kommen auch deren Amide, Asparaginsäureamid, Aminoglutarsäureamid vorgebildet im Eiweißmolekül, z. B. im Gliadin[36]) vor, wie übrigens auch in manchen Polypeptiden.

Es wird Aufgabe der Zukunft sein, die Eiweißkörper rationell einzuteilen. Für unsere Zwecke genügt die folgende Zusammenstellung[37]):

I. Echte Eiweißkörper.

1. Albumine[38]). In reinem Wasser, verdünnten Neutralsalz-, Säure- und Alkalilösungen löslich; Glykokoll kann im Gegensatz zum tierischen Albumin am Aufbau beteiligt sein. 1½—2 Proz. Schwefel, d. h. ziemlich viel. Viele Albumine können durch Aussalzen mit $(NH_4)_2SO_4$ in schwach saurer Lösung kristallinisch erhalten werden, indem sie mit den betreffenden Säuren zu kristallinischen Salzen zusammentreten. — Beispiele: Leukosin im Weizenembryo. Legumelin im Bohnensamen.
2. Globuline[38]). In reinem Wasser unlöslich, in verdünnter Neutralsalzlösung löslich. Durch Dialyse daraus unverändert fällbar. Verdünnte Alkalien lösen sie, verdünnte Säuren fällen sie, sie sind also als Säuren anzusprechen. Koagulieren nur in saurer Lösung beim Kochen vollständig. Glykokoll meist vorhanden. Vielfach im kristallisierten Zustand in Pflanzensamen vorkommend. Beispiele: Globuline in Oelfrüchten; ausgezeichnet durch hohen N- und hohen Argiringehalt; auch viel Aminoglutarsäure, wenngleich weniger als im Getreide. — Edestin im Hanfkorn (sehr viel Aminoglutarsäure), Excelsin in der Paranuß (viel Arginin). — Leguminosenglobuline (auch darin viel Aminoglutarsäure und Arginin), z. B. Legumin (Bohne, Wicke), Vicilin (Bohne, nur 0,15 Proz. Schwefel), Amandin (Mandel, sehr N-reich, 19 Proz.).

36) Thierfelder 1919 Zeitschr. f. physiol. Chemie **105** 58. Ueber das Vorkommen freier Aminogruppen im Eiweiß vgl. Kossel u. Gabrilow 1912 l. c. **81** 274. Ueber die Abhängigkeit des Vorkommens freier NH_2-Gruppen im Eiweißmolekül vom Lysingehalt vgl. Literatur bei Felix 1920 Zeitschr. f. physiol. Chemie **110** 217.

37) Vgl. auch außer der genannten Literatur Sjöllema 1922 Ergebn. d. Phys. **20** 20 f.; Osborne 1910 ebenda **10** 47.

38) Die Charakteristik pflanzlicher und tierischer Albumine und Globuline deckt sich keineswegs. Unterschiede bestehen in Aussalzbarkeit, Kristallisierungsvermögen usw. So fallen im Gegensatz zu den tierischen die pflanzlichen Albumine durch $(NH_4)_2SO_4$, auch wenn die Lösung nicht ganz gesättigt ist; tierische Globuline wurden ferner im Gegensatz zu solchen aus Pflanzen nicht kristallisiert erhalten. Ueberhaupt sind beide Gruppen nicht scharf zu trennen, da Albumine durch geeignete Maßnahmen in Globuline übergehen können. — Allgemein, so darf man, wenn man von Protaminen und Histonen absieht, sagen, sind pflanzliche Eiweißkörper reicher an Glutaminsäure und Arginin als tierische, ferner geben sie wegen ihres größeren Gehaltes an Amiden mehr NH_3 bei Säurehydrolyse als diese. Auch kann man sagen, daß alles Eiweiß zum großen Teil besteht aus Leucin und Glutaminsäure, während (wiederum abgesehen von Histon und Protamin) bei Tieren als Diaminosäure wesentlich Lysin, bei Pflanzen Arginin, außerdem Prolin hinzukommt. Um ein Beispiel einer exakt durchgeführten Analyse eines pflanzlichen Eiweißes zu erwähnen, geben wir hier Ergebnisse der Untersuchung eines Hefeeiweißes: 8 Proz. des Stickstoffes wurde als NH_3 abgespalten, ist also im wesentlichen als Amidostickstoff aufzufassen. 20 Proz. war Diaminostickstoff, davon die Hälfte Lysinstickstoff, 60 Proz. Monoaminosäurestickstoff, wesentlich Alanin, Leucin, Valin, sodann Phenylalanin, Glutamin- und Asparaginsäure, weniger Cystin, Prolin, Tryptophan, Tyrosin, Glykokoll. 12 Proz. war Purin- und Pyrimidinstickstoff (Guanin, Adenin, Cytosin, Uracil), entstammt also zum großen Teil Nukleoproteiden. — Meisenheimer 1921 Zeitschr. f. physiol. Chemie **114** 243. Vgl. auch Kiesel 1922 ebenda **118** 304.

3. Glutene (Klebermehl). Eiweiß der Getreidekörner.
   a) Gluteline, in verdünnten Alkalien und in Säuren, nicht in Alkohol löslich. Enthalten viel Aminoglutarsäure. Geben viel Ammoniak bei Hydrolyse.
   b) Gliadine (Prolamine), in Alkohol (70-proz.) löslich. Lysinfrei, arm an Diaminosäuren und Serin. In Salzlösung und Wasser unlöslich, mit Säuren und Basen lösliche Salze bildend.
      Z. B. Roggengliadin. Weizengliadin. Viel Prolin und Aminoglutarsäure, sehr viel NH_3, wenig Arginin, kein oder kaum Glykokoll führend. Zein, sogar in 90 proz. Alkohol löslich, kein Tryptophan, kein Glykokoll, arm an Histidin, Arginin, wenig Aminoglutarsäure, viel Leucin enthaltend (Dakin 1923 Zeitschr. f. physiol. Chemie **130** 154). Hordein, sehr prolinreich. — Avenin. — (Im Reis fehlt Gliadin.)
4. Histone und Protamine: Basisch, weil mehr Diamino- als Aminosäuren enthaltend, vor allem viel Arginin. (Im Kern tierischer Blutkörperchen. Im Sperma von Fischen, an saure Nukleine gebunden.) Vielleicht in Bakterien; nach Euler ist ihr Vorkommen in pflanzlichen Spermien und im Pollen zu erwarten.

II. Proteide.

1. Phosphorproteide. In Wasser und Säuren unlöslich, in verdünnten Alkalien löslich. Kein oder kaum Glykokoll. Bei Spaltung mit Laugen wird P als H_3PO_4 abgespalten.
2. Nukleoproteide. Eiweiß, und zwar meist Albumin, Histon oder Protamin in Verbindung mit Nukleinsäure. Nukleinsäure liefert bei Abbau Purinkörper (Adenin, Guanin) und Pyrimidinkörper (Cytosin, Thymin, Uracil), glykosidisch an Kohlehydrate, die ihrerseits an Phosphorsäure hängen gebunden, z. B. Nukleoproteide aus Hefe, Weizenfrüchten usw.
3. Glykoproteide. Kohlehydrat-(Chitosamin-)haltige Eiweißkörper. Reichlich Schwefel, kein Phosphor. — Ueber P-haltige Pilz-Glykoproteide s. Iwanoff 1923 Zeitschr. f. Biochemie **137** 331.

Wir kehren jetzt wieder zurück zu unserer Hauptfrage: Wo und wie werden Salpetersäure und Ammoniak in der grünen Pflanze assimiliert?

Die Salpetersäure wird leicht durch die Wurzel aus dem Boden aufgenommen. Man kann mit Hilfe des Diphenylamins die Aufnahme und Wanderung der Nitrate in der Pflanze verfolgen; da aber manche Nebenumstände diese Reaktion verhindern, kann man aus negativen Ergebnissen keine Schlüsse ziehen[39]). — In manchen Pflanzen verschwindet nun die aufgenommene Salpetersäure rasch, weil sie schnell verarbeitet wird; in anderen wird sie zunächst gespeichert und erst später — etwa bei der Fruchtbildung — verbraucht. Von Kulturpflanzen sind als salpeterspeichernd zu nennen: Tabak, Rübe, Sonnenblume, Kartoffel und Weizen. In den beiden letzteren macht der Salpeter 1,5—2,8 Proz. der Trockensubstanz aus. Noch mehr findet sich bei Amarantus (15 Proz.), und einer ganzen Reihe von Schuttpflanzen, wie Chenopodium, Urtica u. a. Das Maximum von Nitrat pflegt dabei in der Wurzel vorzukommen, weniger im Stengel und Blatt, gar keines im Samen. Diese Pflanzen enthalten aber, wie Frank[40]) gezeigt hat, nur dann Salpeter, wenn sie ihn durch die Wurzeln aufnehmen; wenn sie in N-freier oder ammoniakhaltiger Nährlösung gezogen werden, fehlt ihnen Nitrat. Daraus geht hervor, daß das Nitrat nicht in der Pflanze gebildet, sondern von außen aufgenommen und bis zum Verbrauche aufgespeichert wird.

39) Ueber Nachweis von Nitrat mittels Nitron s. Klein 1913 Beih. Bot. Cbl. **30** I 141.

40) Frank 1888 Landw. Jahrb. **17** 421.

Auf die Frage, wo und unter welchen Umständen die **Verarbeitung** der aufgenommenen **Salpetersäure**, also in letzter Linie die Bildung von Eiweiß erfolge, läßt sich zurzeit keine sichere Antwort geben, doch neigt man allgemein zu der Ansicht, daß alle Pflanzenzellen dazu befähigt seien. Eine Zeitlang glaubte man nämlich, daß die Eiweißbildung nur in den Chloroplasten und nur am Licht als photochemischer Vorgang[41]) erfolge[42]). Diese Ansicht läßt sich aber nicht mehr halten, nachdem die Verarbeitung der Nitrate in chlorophyllfreien Zellen im Dunkeln außer Zweifel gestellt ist[43]). Es haben sich aber im einzelnen noch Differenzen ergeben. So zeigte z. B. Godlewski, daß die Menge des gebildeten Eiweißes am Licht eine beträchtlich höhere ist als im Dunkeln, und deshalb wird zweifellos dem Laubblatt in der Natur eine besondere Rolle bei der Eiweißbildung zukommen. Dabei ist die günstige Wirkung des Lichtes auf die Eiweißbildung nach Godlewski eine direkte und nicht etwa bloß durch die gleichzeitig eintretende CO_2-Assimilation bedingt. In anderen Fällen konnte nachgewiesen werden, daß im Dunkeln die gleiche Menge von Eiweiß entsteht wie am Licht, wenn nur eine große Menge von Kohlehydraten vorhanden ist. Da kann dann vielleicht durch Oxydation dieser Kohlehydrate die Energie gewonnen werden, die in anderen Fällen vom Licht geliefert wird.

Da der Aufbau der Eiweißkörper aus Nitrat wahrscheinlich (vgl. unten) mit einer Reduktion dieses zu Ammoniak anhebt, ist hier der Ort, der Studien Warburgs und Negeleins[44]) über die Befähigung der Alge Chlorella, die ja schon zu vielen Assimilationsversuchen gedient hatte, zu solcher Reduktion zu denken. Die Alge bildete in Dunkelkulturen reichlich Ammoniak aus Nitrat, falls dies in salpetersaurer Lösung geboten wurde, und schied das Ammoniak in die Lösung aus; wenn es sich aber um sehr stickstoffhungrige Algen handelte, unterblieb die Ausscheidung, das Ammoniak wurde dann gleich zur Synthese von Eiweiß verwendet. Hand in Hand mit dieser Bildung von Ammon aus Nitrat ging dann eine starke Erhöhung des Atmungsgaswechsels, und zwar wurde besonders die Ausscheidung von CO_2 gesteigert. Es wurde also abgesehen von der Atmungskohlensäure, die volumetrisch dem aufgenommenen Sauerstoff gleicht, „Extrakohlensäure“ als Folge der Nitratreduktion ausgeschieden.

Bestrahlt man nun solche Chlorellakulturen mit hinreichend intensivem Licht, so wird jetzt infolge photochemischer Reduktion der Extrakohlensäure mehr O_2 ausgeschieden, als CO_2 aufgenommen. Aber — das ist das Punctum saliens — die Menge des ausgeschiedenen „Extrasauerstoffes“ ist größer als die der im Dunkeln gebildeten Extrakohlensäure. Um das zu erklären, narkotisierten die Verf. ihre Algen, und zwar derart, daß das Narkotikum eben die Assimilation aufhob, die Bildung von Extrakohlensäure aber nicht behinderte. Nun zeigte sich auch bei Belichtung Extrakohlensäure, deren Menge aber im Vergleich mit nicht narkotisierten verdunkelten Kulturen gesteigert war im selben Maße, als bei Belichtung nicht narkotisierter Zellen mehr O_2 ausgeschieden worden war.

So zeigt sich, daß hier tatsächlich das Licht, abgesehen von seiner Arbeit bei der Kohlensäureassimilation den Prozeß der Nitratreduktion beschleunigt — vielleicht dadurch, daß es die Endosmose der Salpetersäure in die Zellen erleichtert.

Kehren wir nun wieder zu einigen Beobachtungen zurück, die in erster Linie an den Blättern grüner Pflanzen, teilweise schon seitens Schimpers gemacht wurden, so finden wir häufig, daß die

41) Nitrate und Nitrite werden in vitro durch Bestrahlung mit ultraviolettem Licht unter O_2-Abgabe reduziert (Baudisch u. Mayer 1914 Zeitschr. f. physiol. Chemie **89** 175; Warburg 1918 Sitzungsber. Akad. Wissensch. Berlin 1228).

42) Schimper 1888 Bot. Ztg. **46** 65; 1890 Flora **73** 207; dagegen schon Sachs 1862 Bot. Ztg. **5** 63.

43) Zaleski 1900 Bot. Cbl. **87** 277. Suzuki 1898 Bot. Cbl. **75** 289. Godlewski 1903 Bull. acad. Crac. 313. Münscher 1923 Bot. Gaz. **75** 249. Zaleski 1909 Ber. Bot. Ges. **27** 56.

44) 1920 Biochem. Zeitschr. **110** 66.

Eiweißbildung aus Nitrat parallel geht mit der Bildung oxalsaurer Salze, Kalkoxalat[45]) oder Alkalioxalat, von denen das erstere direkt mikroskopisch sichtbar ist, letzteres sich verrät durch den Karbonatgehalt der Asche, der durch Aufbrausen mit Salzsäure leicht ad oculos demonstriert werden kann. Die Oxalsäure, ebenso wie andere organische Säuren bilden sich im wesentlichen aus Kohlehydraten im abbauenden Stoffwechsel[46]). Auf diese Weise werden die der Pflanze als Nitrate zugeführten Basen nicht nur unschädlich gemacht, sondern auch als Turgorstoffe oder als Schutzmittel gegen Tierfraß (Raphiden) verwertet. So erklärt sich das häufige Verknüpftsein von Chlorophyllgehalt und Belichtung, d. h. Kohlehydratbildung, Eiweißaufbau und Ansammlung organischer Säuren[47]). In gleicher Weise, wenn auch in viel weniger großem Ausmaß, werden so auch die der Pflanze als Sulfate oder Phosphate gebotenen Basen gebunden.

Können die Pflanzen somit überschüssige Basen durch im Stoffwechsel von ihnen produzierte Säuren binden, so haben sie die umgekehrte Fähigkeit, frei werdende Säuren, etwa Schwefelsäure bei Ernährung mit Ammonsulfat, zu neutralisieren, nur in unvollkommenem Maße. Zwar können sie auch organische Basen bilden, aber diese sind so schwach, daß ihre Salze mit starken Säuren stark hydrolytisch gespalten sind, so daß der sauren Reaktion nur in unvollkommener Weise abgeholfen werden kann.

In diesem Zusammenhang sind auch Versuche ZIEGENSPECKS[48]) zu erwähnen: Berechnet man aus dem Gesamtstickstoffgehalt der Pflanze die Menge des aufgenommenen Nitrates, und stellt den Karbonatgehalt der Asche fest, so werden das so gewonnene „Stickstoffäquivalent" und das „Basenäquivalent" einander gleich sein, unter der Voraussetzung, daß der Stickstoffbedarf lediglich aus Nitrat gedeckt wurde, und daß sich die Pflanze nicht eines Teiles der Basen mittels Exkretion entledigt hatte. Ist aber das Basenäquivalent kleiner, so kann dies mehrere Gründe haben: entweder hat die Pflanze guttiert, oder sie hat den Stickstoff nicht lediglich als Nitrat, sondern ganz oder zum Teil aus Ammoniumsalzen, oder organischen Stickstoffverbindungen gedeckt, wie das für Parasiten, Insektivoren oder mykotrophe Pflanzen (Kap. 16 u. 18) gilt. Daß das Basenäquivalent auch größer sein kann als das N-Aequivalent, z. B. bei Aufnahme von Karbonaten aus dem Boden, liegt auf der Hand, und ebenso klar ist, daß man bestenfalls Näherungswerte erhalten kann, da ja auch bei der Verarbeitung von Sulfaten oder Phosphaten Basen frei werden.

Nicht besser als über den Ort der Verarbeitung der Nitrate sind wir darüber orientiert, wo das **Ammoniak** assimiliert wird. Eine Anhäufung, wie sie vielfach bei den Nitraten gefunden wurde, kommt beim Ammoniak nicht vor; es wird vielmehr anscheinend überall schnell weiter verwertet[49]). Ammonsalze sind zwar nach WEEVERS[50]) in allen Pflanzen, mit Ausnahme von Insektivoren und

45) Nimmt eine Pflanze reichlich Calciumkarbonat aus dem Boden auf, so kann auch dies Ca als Oxalat, sog. „Adventivoxalat", gespeichert werden, es sei denn, daß es sich um eine sog. Karbonatpflanze handelt, die $CaCO_3$ als solches stapelt, z. B. in den Zellwänden. Noch andere Pflanzen (Gräser, Schachtelhalme, vgl. S. 107) bilden überhaupt nie unlösliche Kalksalze in ihren Geweben, weil sie die Befähigung zur Exkretion haben (STAHL). — Eine große kontroverse Literatur existiert über die Frage, ob Kalkoxalat von den Pflanzen wieder gelöst werden kann, um den etwaigen Bedarf an Ca zu bestreiten.

46) Näheres über diese Fragen im Kap. 15.

47) MEYER 1918 Ber. Bot. Ges. **36** 508.

48) 1922 Ber. Bot. Ges. **40** 78, und 1923 Bot. Arch. **4** 247.

49) LAURENT u. MARCHAL 1904 Bull. Acad. Bruxelles, Cl. des sc. S. 55. HANSTEEN 1899 Jahrb. wiss. Bot. **33** 417. Literatur auch bei BAUDISCH u. MAYER Anm. 41. KOSTYTSCHEW u. TSWETKOWA (1920 Zeitschr. f. physiol. Chemie **111** 171) sagen, daß ohne Licht Nitrate schlechter als NH_4-Salze assimiliert werden, während bei Lichtzufuhr Nitrate die bessere N Quelle seien.

50) 1916 Rec. trav. bot. néerl. **13** 63. Ueber flüchtige basische Stoffe in grünen Pflanzen (im wesentlichen NH_3) s. FRANZEN u. Mitarbeiter 1921 Biochem. Zeitschr.

Moorpflanzen, anzutreffen, aber nur in geringer Menge und offenbar im wesentlichen als Produkte des Abbaues organischer N-Verbindungen. Düngung mit NH_4-Salzen erhöht nur den Gehalt der Wurzeln an ihnen, nicht der Sprosse, was auch für schnelle Verarbeitung spricht; nur solche Gewächse, die Ammoniumsalze den Nitraten vorziehen, zeigen eventuell ein etwas größeres Speicherungsvermögen für sie; eine Anhäufung, wie sie vielfach bei Nitraten gefunden wird, kommt aber auch bei solchen nicht vor.

Was nun den chemischen Vorgang der **Eiweißbildung** betrifft, so besteht die größte Wahrscheinlichkeit für die Annahme, daß der Eiweißaufbau im wesentlichen eine Umkehrung der hydrolytischen Spaltung sei. Demnach müssen also zuerst Aminosäuren entstehen, aus diesen dann auf dem Weg über die Polypeptide das Protein.

Wir haben nun die verschiedenen Anschauungen über die **Bildung der Aminosäuren** durch die Pflanze, eine Befähigung, die, wie nebenher gesagt sein mag, dem Tier im großen ganzen abgeht, zu besprechen. Dienen Nitrate als Ausgangsmaterial, so sind zunächst zwei Möglichkeiten vorhanden: entweder werden diese zuerst über die schnell durchlaufene Zwischenstufe der Nitrite vollständig zu Ammoniak reduziert und dies dann mit N-freien organischen Stoffen weiterverarbeitet — offenbar ist das die nächstliegende Annahme — oder aber sie werden, ehe sie mit N-freien organischen Körpern reagieren, nur unvollständig reduziert; die Meinungen der Forscher, welche diese letztere Lehre vertreten, wollen wir zuerst referieren: V. Meyer[51]) glaubte, daß vielleicht aus Nitrat Hydroxylamin $N\langle^{OH}_{H_2}$ entstehe und daß dieser besonders „aggressive" Stoff mit irgendwelchen N-freien Karbonylverbindungen zu Körpern der Oximidogruppe (die die Isonitrosogruppe CNOH führen) sich vereinige; diese müßten dann zu Aminosäuren reduziert werden.

Meyers Meinung hat experimentelle Stützen nicht erfahren und mit der Schwierigkeit zu kämpfen, daß sie, falls Ammoniak als Ausgangsmaterial dient, dessen Oxydation zu Hydroxylamin annehmen muß. Auch Bach nahm Hydroxylamin als Zwischenprodukt der Aminosäuresynthese an, und prinzipiell ähnlich ist. Baudischs[52]) Annahme, daß sich aus Nitrat Nitroxyl (NOH) bilde, welches dann mit Formaldehyd Formhydroxamsäure, $HC\langle^{NOH}_{OH}$, d. h. ebenfalls eine Oximidoverbindung bilden soll. In dieser, dem „ersten N-haltigen Assimilationsprodukt", soll dann die NOH-Gruppe zur NH_2-Gruppe reduziert werden, und so Aminosäuren entstehen.

Im Gegensatz zu den bisher zitierten Autoren vertritt Loew[53]) die natürlichere Annahme, daß Nitrate erst gänzlich bis zu Ammoniak reduziert werden. Die Reduktion soll durch Zucker bedingt werden, dessen H-Atome durch die lebende Substanz aktiviert werden sollen, ähnlich wie solche Reduktion auch bei Gegenwart von Platinmohr als Katalysator durch Zucker in alkalischer Lösung in vitro erfolgt. Ammoniak soll nun, sei es aus Nitraten entstanden, sei es als solches

---

116, 208. Ueber das Vorkommen von Nitrit in der grünen Pflanze vergleiche Nabokich 1903 Beih. Bot. Cbl. **13** 273 (Bildung von Nitrit aus Nitrat bei O_2-Abschluß); weitere Literatur bei Kostytschew u. Tswetkowa l. c.; Warburg u. Negelein 1920 Biochem. Zeitschr. **110** 66. Klein Anm. 39.

51) Ber. Chem. Ges. **17** 1554. Kostytschew (1920 Zeitschr. f. physiol. Chemie **111** 171) weist darauf hin, daß vielleicht Brenztraubensäure, welcher Ketosäure wir noch häufiger begegnen werden, durch Hydroxylamin oximiert werden und dann in Alanin übergehen könne. Auch über die Umwandlungsfähigkeit der Oximidogruppe in die Aminogruppe durch Beckmannsche Umlagerung spricht sich Kostytschew aus.

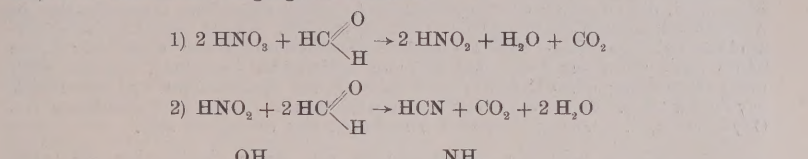
52) 1914 Zeitschr. f. physiol. Chemie **89** 175. Kostytschew hält die Annahme für einfacher, daß nicht Nitroxyl, sondern Nitrite auf Ketone unter Bildung von Isonitrosoketonen einwirken. Baudisch hält den Prozeß für photochemisch bedingt (vgl. S. 244). Kritik bei Loew Anm. 53.

53) 1912 Biochem. Zeitschr. **41** 224; dort weitere Literatur.

der Pflanze geboten, mit der Formaldehydgruppe zu Asparaginaldehyd zusammentreten, und dies soll dann Ausgangspunkt für die Proteinsynthese sein. Sind aber die Bedingungen für die Proteinbildung ungünstig, so soll sich aus Ammoniak Asparagin bilden und dieses sich ansammeln (s. unten).

Erlenmeyer jun.[54]) zeigte, daß Aminoessigsäure aus Ammoniak und Glyoxylsäure, einer Aldehydsäure, CO_2HCHO, die in unreifen Früchten gefunden wurde, entstehen könnte.

Franzen[55]) hat dann die Hypothese aufgestellt, daß die Aminosäuren nach Art der Streckerschen Synthese sich bilden. Es soll zunächst durch Formaldehyd HNO_3 zu salpetriger Säure reduziert werden, und diese zu Blausäure. Der Cyanwasserstoff tritt dann nochmals mit Aldehyd zusammen und bildet Cyanhydrin, das durch Einwirkung von Ammoniak in das Nitril der Aminosäure und durch Verseifung in die Aminosäure selbst übergeht. Für Aminoessigsäure (Glykokoll) z. B. würden die Vorgänge so verlaufen:



Um Alanin zu erhalten, müßte man vom Acetaldehyd ausgehen. Andere Aminosäuren wären von Azeton abzuleiten.

In ähnlicher Weise ließen sich alle anderen als Eiweißspaltprodukte bisher gefundenen Aminosäuren, die alle α-Aminosäuren sind, erhalten. Es wäre demnach die Blausäure als erstes Assimilationsprodukt des Stickstoffes zu bezeichnen. In der Tat ist diese, nachdem man begonnen hat, nach ihr zu suchen, in sehr großer Verbreitung in den Pflanzen gefunden worden[56]). Freilich wohl gewöhnlich irgendwie gebunden, als Glukosid. Und diese Vorkommnisse müßten als Nebenprodukte des Stoffwechsels betrachtet werden; die größere Menge von Blausäure aber, die zu Aminosäure wird, würde sich dem Nachweis entziehen. Von botanischer Seite ist ganz besonders Treub[57]) für die Eiweißsynthese über HCN eingetreten. Wenn man dieser Hypothese die Meinung der Chemiker entgegenhalten konnte, der Weg über HCN sei unwahrscheinlich, so trifft das nach den Ausführungen Franzens nicht zu. Bewiesen ist aber damit die Hypothese noch lange nicht, vielmehr vom physiologischen Standpunkte aus unwahrscheinlich.

Von anderer Seite[58]) ist die Blausäurehypothese wohl mit Recht ganz abgewiesen worden. Die Entstehung von Eiweiß über HCN erscheint jedenfalls als ein Umweg, denn sie erfordert nach Bildung des Cyans ein nochmaliges Eingreifen von Ammoniak, während man mit NH_3 und Formaldehyd allein schon in viel einfacherer Weise die Bildung von Glykokoll verstehen kann. Aus dem Kondensationsprodukt des Formaldehyds, dem Glykolaldehyd CH_2OHCHO kann leicht Glykolsäure $CH_2OHCOOH$ (u. a. in unreifen Trauben nachgewiesen) einerseits, Glykol CH_2OH-CH_2OH andererseits, d. h. eine Säure und ein gleich

54) Erlenmeyer u. Kunlin 1902 Ber. Chem. Ges. **35** 2438.

55) Franzen 1900 Sitzungsber. Heidelberg. Akad. 9. Abt. Hier auch Kritik der Loewschen Theorie der Eiweißbildung. Vgl. Loew 1912 Biochem. Zeitschr. **41** 224.

56) Ueber HCN in Pilzen vgl. z. B. Guyot 1916 Bull. soc. bot. Genève; 1920 Cbl. Bakt. II **51** 232. Brunswik 1921 Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. **130** 387.

57) Treub 1895 Annales jard. Buitenzorg **13** 1; 1905 (Ser. 2) **4** 86; 1907 (Ser. 2) **6** 79; 1909 (Ser. 2) **8** 85. Euler, Pflanzenchemie **3** 134. Vgl. auch Gautier 1897; er formuliert: $2\,HNO_3 + 5\,CH_2O = 2\,HCN + 3\,CO_2 + 5\,H_2O$).

58) Trier 1912 Ueber einfache Pflanzenbasen und ihre Beziehungen zum Aufbau der Eiweißstoffe und Lecithine. Berlin. Rosenthaler 1923 Biochem. Zeitschr. **134** 215.

strukturierter Alkohol entstehen (CANNIZAROsche Reaktion). Die Glykolsäure braucht dann nur mit NH_3 unter H_2O Austritt zusammenzutreten und das Glykokoll, die einfachste Aminosäure, ist fertig ($CH_2OHCOOH + NH_3 = CH_2NH_2COOH + H_2O$), oder aber es lagert sich zuerst NH_3 an Glykolaldehyd an, und so entsteht Aminoacetaldehyd, der dann nach CANNIZARO zu Glykol und Glykokoll wird. In ähnlicher Weise würde aus Glyzerinaldehyd Glyzerin und Glyzerinsäure (Dioxypropionsäure) gebildet, und aus der Glyzerinsäure könnte sich das Serin ableiten. Die höheren Aminosäuren aber könnten sich entweder aus weiteren Polymeren des Formaldehyds mit 5 oder 6 C Atomen bilden oder sie könnten aus dem Serin entstehen. Endlich wurden die Erfahrungen KNOOPS[59]), daß der tierische Organismus aus Oxysäuren (z. B. Milchsäure), die aus Kohlehydraten (z. B. Glykogen) hervorgehen, über die Zwischenstufe der Ketosäuren (Brenztraubensäure), in deren Karbonylgruppe NH_3 aufgenommen wird, Aminosäuren (d-Alanin) synthetisiert, auch botanischerseits[60]) verwertet. Man kann sich vorstellen, daß aus Zucker Bernsteinsäure wird, die zu Aepfelsäure oxydiert wird, welche dann über Oxalessigsäure in Aminobernsteinsäure (Asparaginsäure) sich verwandelt. KNOOP nimmt als Zwischenprodukt zwischen Keto- und Aminosäure Oxyaminosäure an; diese sehr labile Säure kann nicht nur durch Reduktion in Aminosäure übergehen, sondern auch unter Abspaltung eines C-Atoms und Bildung von Kohlensäure und Ammoniak oxydiert werden. Bei solchen Stoffwechselprozessen können also Reduktionen mit Oxydationen, d. h. energieliefernden Vorgängen, eng verkoppelt sein.

Betrachten wir die Aminosäuren als erste Stufe der Proteinsynthese, so müssen wir untersuchen, ob sie in nennenswerter Weise in der Pflanze auftreten. In der Tat finden sie sich überall, wo man sie sucht, aber es fehlt wohl immer an einem sicheren Kriterium dafür, ob sie Produkte der Eiweißsynthese oder der Eiweißzerspaltung sind. Daß die letztere stets in der Pflanze stattfindet, werden wir noch erfahren. — Besonders oft ist das **l-Asparagin**, das Amid der Asparaginsäure sowohl in Keimlingen als auch in Wurzelstöcken, Wurzeln, Stengelteilen usw. gefunden worden.

Die Vertreter mancher Familien (der Gramineen, Rosifloren, Kompositen) sind reich an Asparagin, in anderen wird es durch das Monamid der Aminoglutarsäure, das Glutamin vertreten. Bei Umbelliferen findet sich entweder Asparagin oder Glutamin. Ob gelegentliche Abweichungen von den üblichen Befunden auf Standortsverhältnisse oder auf spezifische Eigenarten zurückzuführen sind, harrt noch der Entscheidung. In Keimlingen der Kiefern, Tannen, des Kürbisses findet sich anstatt der genannten Amide Arginin. Bei Hahnenfußgewächsen führt unter Umständen die Wurzel Arginin, der Sproß auch Asparagin[61]). In solchen Fällen nun, in welchen man nicht die Aminosäuren selbst, sondern ihre Amide in größeren Mengen sich ansammeln sieht, dürften sie als eine Art von transitorischem N-haltigen Reservestoff zu betrachten sein, der anläßlich des Eiweißabbaues oder aber auch aus von außen zugeführten oder in der Pflanze aus Nitrat gebildeten Ammoniumsalzen entsteht und sich ansammelt, wenn die Bedingungen für den Eiweißaufbau ungünstig sind (LOEW l. c.). In der Tat konnte PRIANISCHNIKOW[62]) eine lebhafte Asparagin- (oder Glutamin)bildung in dunkel gehaltenen Keimlingen auf Kosten von zugeführten Ammoniumsalzen beobachten, aber nur unter der Voraussetzung, daß die Keimlinge einen genügenden Vorrat an stickstofffreien Reservestoffen hatten. Waren sie ausgehungert, oder gingen ihnen (z. B. Lupine) von vornherein größere Mengen an Kohlehydraten oder Fetten ab, so waren sie im Dunkeln nicht zur Asparaginsynthese auf Kosten von Ammonsalzen befähigt; ja, wenn Ammonsalze starker Säuren zugeführt wurden, konnte es sogar bei Mangel an N-freiem organischen Material zu einem gesteigerten Zerfall des in den Pflanzen vorhandenen Asparagins oder anderer N-haltiger Stoffe kommen unter gewaltiger Anhäufung von Ammoniak, das schädlich wirkte. — Man kann hiernach das

59) 1910 Zeitschr. f. physiol. Chemie **67**; 1922 Biochem. Zeitschr. **127** 200. EMBDEN u. SCHMITZ 1910 ebenda **29** 423; 1912 **38** 393. KONDO ebenda 407. FELLNER ebenda 414.

60) SMIRNOW 1923 Biochem. Zeitschr. **137** 1.

61) STIELER 1913 Zeitschr. physiol. Chemie **86** 245.

62) 1910 Ber. Bot. Ges. **28** 253; 1922 **40** 242 Vgl. auch BUTKEWITSCH 1909 Biochem. Zeitschr. **16** 411; 1912 **41** 431. SMIRNOW ebenda 1923 **137** 1.

Asparagin bzw. Glutamin auch, wie es schon BOUSSINGAULT getan hat, als „entgiftetes Ammoniak" bezeichnen, und in dieser Hinsicht mit dem aus kohlensaurem Ammon synthetisierten Harnstoff des Tierkörpers vergleichen; während aber auch das hungernde Tier diese Synthese vollziehen kann, bedarf die Pflanze zur Asparaginsynthese wegen der langen C-Kette dieses Amids dazu eines Vorrates organischer stickstofffreier Reserven.

Der bei Pilzen (Lykoperdon) auftretende Harnstoff entspricht nach IWANOFF[63]) ganz dem Asparagin bzw. Glutamin höherer Pflanzen, da er nicht nur im abbauenden Stoffwechsel (bei Argininspaltung) entsteht, sondern auch aus zugeführten NH_4-Salzen synthetisiert wird. — Ueber Speicherung von Aminosäuren in Form von Blausäureglykosiden s. ROSENTHALER zit. S. 247 Anm. 58.

Es fragt sich nun, ob die Pflanze, wenn wir ihr im Versuch Aminosäuren, Amide derselben oder andere verwandte Stoffe darbieten, aus diesen Eiweiß formieren kann, und unter welchen Umständen.

Aufnahme organischer N-Verbindungen. Schon in älteren Versuchen[64]) wurde statt Nitrat oder Ammonsalz den Pflanzen in Wasserkultur Harnstoff, Glykokoll, Asparagin, Leucin, Tyrosin, Guanin, Kreatin, Hippursäure, Harnsäure u. v. a geboten, und aus der Vermehrung der Trockensubstanz auf Eiweißbildung geschlossen. Doch erfolgt der Uebergang zum Eiweiß nicht immer direkt, sondern manchmal erst nach vorhergehender Spaltung. Ganz sicher ist das für Hippursäure; sie wird in Benzoesäure und Glykokoll gespalten und nur das Glykokoll weiter verwendet. Alle diese Stoffe werden aber auch leicht durch die Wirkung von Mikroorganismen in Ammoniak verwandelt. Wenn nun auch in bestimmten Versuchen eine Ammoniakbildung nicht nachgewiesen werden konnte, so beweist das doch noch nicht, daß sie auch nicht stattfand, denn die Ammoniakmengen können in dem Maße, als sie auftraten, sofort von den Pflanzen absorbiert worden sein. An eine systematische Ausschließung der Mikroorganismen hat man erst in neuerer Zeit gedacht[65]). Es besteht denn auch kein Zweifel, daß viele Aminosäuren und andere organische N-haltige Stoffe den Stickstoffbedarf der grünen Pflanze decken können[66]). Daß aber die Eiweißbildung mit diesen Stoffen besonders leicht sich vollzieht, trifft nicht zu. Das wird gewiß an Nebenumständen, wie an einer schlechten Durchdringbarkeit des Protoplasmas für diese Substanzen liegen. Vor allem aber scheint es ausgeschlossen, daß die Pflanzen aus einer einfachen Aminosäure die komplizierteren *direkt* aufbaut. Vielmehr muß hier immer erst ein Abbau zu Ammoniak erfolgen. Da nun das Eiweiß stets aus *vielen* Aminosäuren verkettet wird, so kann die Zugabe *einer* derselben zur Nährlösung keine besondere Förderung bringen. Vielleicht würde aber das Gemisch von Aminosäuren, das man durch enzymatischen Abbau von Eiweiß erhält, auch bei der Pflanze sich besonders gut zum Eiweißaufbau verwerten lassen, entsprechend den Erfahrungen ABDERHALDENS[66]) bei höheren Tieren. — LEFÈVRE[67]) suchte zu zeigen, daß grüne Pflanzen am Licht aus einem *Gemisch* von Aminosäuren ihre Trockensubstanz selbst dann vermehren, wenn ihnen keine Kohlensäure zur Verfügung steht. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist das nur dadurch möglich, daß aus den Aminosäuren in der Pflanze Kohlensäure abgespalten wird, aus der dann am Licht Kohlehydrate gebildet werden. Im allgemeinen scheinen nämlich, wie schon früher betont, Kohlehydrate zur Eiweißbildung aus Aminosäuren notwendig zu sein[68]). Da nach den Erfahrungen der künstlichen Eiweißsynthese, die bis zu den Polypeptiden vorgeschritten ist, eine Zufuhr anderer Kohlenstoffverbindungen

63) 1923 Biochem. Zeitschr. **135** 1 u. **136** 1 u. **143** 62.

64) Lit. bei PFEFFER, Physiologie 1 397.

65) BAESSLER 1887 Versuchsstat. **33** 231 und besonders LUTZ 1899 Ann. sc. nat. (7) **7** 1; 1905 Compt. rend. **140** 380 (nach Bot. Cbl. **101** 317 hat LUTZ in Bull. Soc. Bot. France **52** 194 seine Erfahrungen zusammengefaßt). — HUTCHINSON 1911 Cbl. Bakt. II **30** 513. SCHREINER u. SKINNER 1915 Bot. Gaz. **59** 445. BRIGHAM 1917 Soil sc. **3** 155.

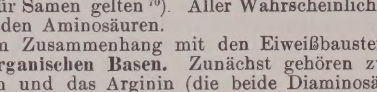
66) ABDERHALDEN 1912 Synthese der Zellbausteine. Berlin. RÖHMANN 1916 Künstliche Ernährung und Vitamine. Berlin. SJÖLLEMA Anm. 37. STEPP 1923 Naturwissensch. **11** 33.

67) LEFÈVRE 1906 Rev. gén. bot. **18** 145. GRAFE 1909 (Sitzungsber. Wien. Akad. **118**, 1, 1135) hat gezeigt, daß den Wurzeln dargebotene Aminosäuren meist gar nichts nützen, aber oft recht schädlich sind.

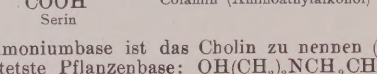
68) HANSTEEN 1899 Jahrb wiss. Bot. **33** 417. MALINIAK 1900 Rev. gén. bot. **12** 337. REINHARD u. SUSCHKOFF 1905 Bot. Cbl. Beih. **18** 1 133.

zu den Aminosäuren nicht nötig erscheint, wird die Bedeutung der Kohlehydrate nur eine energetische sein (vgl. S. 244). — In einer Reihe von Arbeiten konnte denn auch [69]) durch chemische Analyse gezeigt werden, daß in ruhenden und austreibenden Zwiebeln, Knollen und Wurzeln ohne Stickstoffaufnahme von außen, also ohne Stickstoffzunahme, auch im Dunkeln eine Eiweißbildung stattfindet. Aehnliches dürfte für Samen gelten [70]). Aller Wahrscheinlichkeit nach entstammen diese Eiweißkörper den Aminosäuren.

In genetischem Zusammenhang mit den Eiweißbausteinen stehen auch die stickstoffhaltigen **organischen Basen.** Zunächst gehören zwei der Eiweißabbauprodukte, das Lysin und das Arginin (die beide Diaminosäuren sind), sowie das heterozyklisch gebaute Histidin auch zu den Basen (sog. Hexonbasen). Die große Mehrzahl der Basen aber findet nach ihrer Bildung anscheinend keine Verwendung mehr zum Aufbau in der Pflanze [71]); diese kann man als **Alkaloide** im weitesten Sinne bezeichnen, als Alkaloide im engeren Sinne bezeichnet man meistens nur heterozyklische Basen, die gleichzeitig bestimmte physiologische Wirkungen auf Mensch und Tier haben [72]). Die einfachsten Alkaloide sind die Amine, die durch Abgabe von CO_2 aus Aminosäuren entstehen können, z. B. Methylamin aus Glykokoll, Isobutylamin aus Valin, Colamin aus Serin. Die Bildung des letzteren Amins, das im Aufbau des Lecithins eine Rolle spielt, also noch verwendet wird, würde in folgender Weise verlaufen:



Als quaternäre Ammoniumbase ist das Cholin zu nennen (s. auch später bei Lecithin), die verbreitetste Pflanzenbase: $OH(CH_3)_3NCH_2CH_2OH$. Im Verhältnis einer Säure zum Alkohol steht das Betain zum Cholin. Einen Einblick in die Entstehung der Betaine, d. s. methylierte Aminosäuren, haben die Untersuchungen von Schulze, Winterstein und Trier [58]) gegeben. Von den Aminosäuren der Methanreihe vermag vor allem das Glykokoll ein Betain zu bilden, das sehr weit verbreitet vorkommt. Seine Bildung geht aus folgenden Strukturformeln hervor:



In entsprechender Weise entstehen aber namentlich aus den heterozyklischen und den aromatischen Aminosäuren Histidin, Tyrosin und Prolin methylierte Verbindungen, für die sämtlich der 4-gliedrige Betainring (s. obige Formel) kennzeichnend ist. Trier hat weiter ausgeführt, wie auch die komplizierteren Alkaloide sich hieran anschließen lassen.

Auf die wichtigen Körper der **Puringruppe,** die nur aus physiologischen Gründen ebenfalls vielfach zu den Alkaloiden gestellt werden, kann nur hingewiesen werden:

Xanthin (Dioxypurin), aus Nuklein entstehend, oder dessen Vorstufe. Theobromin (Dimethylxanthin); Theophyllin, damit isomer. Kaffein (Trimethylxanthin).

Hypoxanthin (Oxypurin).

Guanin (dem Xanthin verwandt; in dies und NH_3 spaltbar); Adenin (in Hypoxanthin überführbar).

Der erst- und die drei letztgenannten Stoffe, die bei vielen Pflanzen vorkommen, sind Abbauprodukte der Nukleine oder Bausteine für ihren Aufbau. — Erwähnt sei noch Vernin (bei der Spaltung Guanin und Ribose, den wichtigsten Zucker der pflanzlichen Nukleinsäuren liefernd) und Allantoin, Endprodukt des Nukleinstoffwechsels mancher Tiere, das aus Harnstoff und Glyoxylsäure (S. 247)

69) Zaleski 1901 Ber. Bot. Ges. **19** 331. Iwanoff 1901 Versuchsstat. **55** 78.
70) Zaleski 1905 Ber. Bot. Ges. **23** 12.
71) Die Untersuchungen von Mez und Müller, denen zufolge der Gehalt des Mohns an Alkaloiden, der bei guter Ernährung bis zur Samenreife ansteigt, sich bei Unterbindung der Stickstoffzufuhr aus dem Boden vermindert, weisen aber darauf hin, daß unter besonderen Bedingungen auch die Alkaloide wieder in den aufbauenden Stoffwechsel einbezogen werden können (1914 Beitr. z. Biol. **12** 218).
72) Wolffenstein 1922 Die Alkaloide. 3. Aufl. Berlin.

synthetisch zu gewinnen, aus Harnsäure durch Oxydation und CO_2-Abspaltung entstehend, sich auch bei Pflanzen findet.

Wegen der Pyrimidinkörper Cytosin, Thymin, Uracil endlich, die, mit Zucker verbunden, in den Nukleinsäuren vorkommen, muß auf die Literatur (z. B. Oppenheimer zit. S. 4) verwiesen werden. Vgl. auch Meisenheimer Anm. 38 auf S. 242 und Kiesel 1922 Zeitschr. f. physiol. Chemie **120** 85.

Wie der Kohlenstoff und Stickstoff, so werden auch die notwendigen Aschensubstanzen in der Pflanze „assimiliert"; wenigstens müssen wir für die Mehrzahl derselben einen Uebergang in organische Bindung für wahrscheinlich halten. Da wir aber vielfach noch ganz im unklaren über die Verwendung der einzelnen Aschenelemente sind, wollen wir nur kurz unsere Kenntnisse über die Assimilation des Schwefels und des Phosphors hier zusammenfassen. Diese müssen hier behandelt werden, weil der Schwefel allen, der Phosphor gewissen Proteinsubstanzen zukommt.

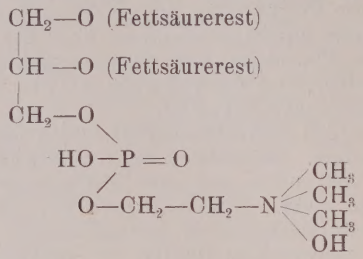
Die Quelle für den **Eiweißschwefel** bilden die von der Wurzel aufgenommenen Sulfate. Sie müssen bei der Eiweißbildung reduziert werden; aber wo und unter welchen Bedingungen diese Reduktion erfolgt, wissen wir nicht. Eine Schwierigkeit, die sich schon beim Studium der Stickstoffassimilation geltend macht, tritt uns bei der Untersuchung der Schwefelassimilation in erhöhtem Maße entgegen: die Hälfte des Eiweißes besteht aus Kohlenstoff, 15—19 Proz. kommen auf den Stickstoff, aber nur 0,4 bis höchstens 2,5 Proz. auf den Schwefel [73]). Der Verbrauch an Sulfaten bei der Eiweißbildung muß also notwendigerweise ein sehr geringer sein. Schimper [74]) wollte auch die Assimilation der Schwefelsäure im Chlorophyll unter Mitwirkung der Sonne vor sich gehen lassen; seine Annahme ist aber keineswegs begründet, es dürften im wesentlichen die gleichen Verhältnisse herrschen wie in bezug auf die Assimilation der Salpetersäure.

Der Schwefel ist nicht auf das Eiweiß beschränkt, er findet auch zum Aufbau anderer Substanzen von beschränktem Vorkommen, z. B. dem Senföl C_3H_5NCS der Cruciferen, dem Lauchöl der Alliumarten, Verwendung, ebenso wie der Stickstoff nicht nur zur Bildung von Eiweiß und dessen Vorstadien, sondern auch sonst gebraucht wird, z. B. für die Alkaloide und gewisse Glukoside.

Auch der **Phosphor** gehört mit in das Molekül gewisser Eiweißkörper; er ist nur als Phosphat brauchbar, und es wird, wie es scheint, das Molekül der Phosphorsäure ohne wesentliche Aenderung dem Eiweißmolekül einverleibt. Posternak [75]) glaubte, daß Formaldehyd im Laubblatt direkt mit Phosphorsäure zusammentritt. Die Phytinsäure Posternaks ist aber nicht, wie er glaubte, Oxymethylphosphorsäure, spaltet vielmehr Inosit, einen hydroaromatischen Alkohol, ab und ist daher als Inosithexaphosphorsäure — **Phytin** — zu bezeichnen [76]). Im übrigen ist Phytin im Pflanzenreiche weit verbreitet; die jedem Mikroskopiker bekannten Globoide der Aleuronkörner gelten als das Ca- und Mg-Salz des Phytins [77]). Die Assimilation des Phosphors findet auch im Dunkeln statt, ist vielleicht aber nur in jungen Zellen möglich [78]). Uebrigens

73) Vgl. Cohnheim 1904 zit. Anm. 28.
74) Schimper 1890 Flora **73** 207.
75) Posternak 1900 Rev. gén. bot. **12** 5.
76) Neuberg 1908 Biochem. Zeitschr. **9** 557.
77) Schulze u. Winterstein 1896/97 Zeitschr. f. physiol. Chemie **22** 90. Rippel 1920 Biochem. Zeitschr. **103** 163. S. auch S. 273.
78) Iwanoff 1904 Bot. Cbl. **101** 488.

soll nach Balicka [79]) ein Teil der aufgenommenen Phosphorsäure, ohne in organische Bindung überzugehen, verwendet werden [80]). Neben den phosphorhaltigen Eiweißkörpern, den Phosphorproteiden und den Nukleoproteiden (Nuklein), tritt Phosphor auch in **Lecithine** (S. 6) ein. Man versteht unter Lecithinen komplizierte Verbindungen, die von Glyzerin derivieren, indem 2 Wasserstoffatome dieses Alkohols mit Fettsäuren, das dritte mit Phosphorsäure verestert wird. Die Phosphorsäure ihrerseits ist dann noch mit **Cholin** (S. 250) verestert. Die Struktur der Lecithine ist demnach die folgende:



Die Lecithine scheinen ganz allgemein verbreitet zu sein und keinem Protoplasma zu fehlen. Ueber ihre vermutliche Bedeutung haben wir oben (Kap. 1) einiges gesagt [81]).

---

12. Kapitel.

Die Verwendung der Assimilate I.

Lösung der Reservestoffe im Samen. — Enzyme [1]). Nicht jede Zelle einer höheren Pflanze besitzt Chlorophyll; schon in den Blattstielen und den meisten Stengeln tritt es an Masse gegenüber dem farblosen Protoplasma zurück; in den unterirdischen Teilen, Wurzeln, Rhizomen etc. fehlt es ganz, und in den Blättern selbst tritt es auch erst im Laufe ihrer Entwicklung auf. Chlorophyllfreie Zellen sind aber, wie wir gesehen haben, nicht imstande, Kohlehydrate aus Kohlensäure zu bilden, müssen sie also aus grünen Zellen beziehen. Somit ergibt sich als notwendige Folgerung der Schluß: die Assimilate des Laubblattes müssen auswandern, um anderwärts Verwendung zu finden. Das gilt zunächst freilich nur für die Kohlehydrate, denn mit Hilfe von diesen können ja in chlorophyllfreien

79) Balicka-Iwanowska 1906 Bull. Acad. Crac. 616; vgl. auch Staniskis 1909 ebenda 616.

80) Ueber Ester der H_3PO_4 mit Kohlehydraten vgl. u. a. Neuberg 1914 Biochem Zeitschr. **60** 491; Nemec u. Mitarbeiter 1921 l. c. **119** 73.

81) Vgl. noch Trier 1913 Zeitschr. f. physiol. Chemie **86** (3. Abh.). Fritsch 1919 l. c. **105** 165 (in Laubblättern ist nur 5 Proz. des Gesamtphosphors als alkohollösliches Phosphatid vorhanden).

1) Euler 1920 Chemie der Enzyme. I. Teil: Allgemeine Chemie der Enzyme. 1922 II. Teil: Spezielle Chemie der Enzyme. München u. Wiesbaden.

Zellen auch im Dunkeln Eiweißstoffe gebildet werden; wenn diese aber tatsächlich im Laubblatt schon in großer Menge entstehen, so werden sie sich vermutlich ebenfalls an der Wanderung beteiligen. In der Tat läßt sich eine Auswanderung von Stoffen, namentlich von Kohlehydraten, aus dem Laubblatt leicht nachweisen. Wir werden hören, daß oft im Laufe einer einzigen Nacht ein zuvor mit Stärke erfülltes Blatt stärkeleer wird; der Umstand, daß am abgeschnittenen Blatt die Stärke nicht verschwindet, zeigt, daß es sich bei der Entleerung des normalen Blattes um eine wirkliche Ableitung durch den Blattstiel in den Stamm, nicht um eine Verarbeitung im Blatt selbst handelt, es sei denn, daß sich als Folge von Wasserverlust im Blatt Rohrzucker auf Kosten der Stärke gebildet hat (vgl. oben S. 196).

Die Stärke ist aber ein fester Körper, der weder aktiv noch passiv Wanderungen von Zelle zu Zelle ausführen kann; sie muß zuvor in lösliche Kohlehydrate verwandelt werden. Auch Eiweiß wird wohl allgemein mehr oder weniger abgebaut, und erst die so entstandenen leichter diffusiblen Stoffe wandern. So zieht dann ein Strom verschiedener organischer Stoffe aus dem Laubblatt zu den nicht mit C-Assimilation begabten Teilen der Pflanze hin. — Sehen wir zu, welche Verwendung diese Substanzen finden, so können wir mehrere Funktionen derselben aufdecken:

1. Die Laubblattassimilate fungieren als Baustoffe; sie wandern zu den Vegetationspunkten des Stammes und der Wurzel, sowie zum Kambium. Dort beteiligen sie sich am Aufbau neuer Zellen.

2. Die Laubblattassimilate fungieren als Reservestoffe; sie werden am Entstehungsort oder — nach Auswanderung — an einer anderen Stelle der Pflanze eine Zeitlang magaziniert, um erst später Verwendung zu finden.

3. Die Laubblattassimilate werden oxydiert und dadurch wieder in anorganische Stoffe umgewandelt, wie sie dem Laubblatt zur Bildung der organischen Substanz zur Verfügung standen. Eine solche rückschreitende Metamorphose ist zum Betrieb der Lebensprozesse in der Pflanze unentbehrlich; die Stoffe, die ihr zum Opfer fallen, bezeichnen wir als „Betriebsstoffe".

4. Da die Stoffmetamorphosen gewöhnlich von Stoffwanderungen begleitet werden, kann man auch noch von Wanderstoffen reden. Diese Einteilung nach der Funktion nimmt aber in der Pflanze keine Rücksicht auf die chemische Beschaffenheit der Stoffe. Die vier verschiedenen Formen können chemisch different sein, müssen es aber nicht sein; die Glukose z. B. findet sich ebensowohl als primäres Assimilat wie auch als Wanderstoff, Baustoff, Reservestoff und Betriebsstoff.

Es schiene nun am natürlichsten, die Betrachtung der Wanderung und Wandlung der Assimilate mit der Entleerung des Blattes zu beginnen. Es empfiehlt sich aber, statt dessen mit den **Reservestoffen** anzufangen, die ja im wesentlichen wieder die Assimilate sind, aber auf „sekundärer Lagerstätte" sich befinden. In den „Reservestoffbehältern" pflegen die Reservestoffe in so großen Mengen deponiert zu sein, daß sich auch ohne Neubildung von Assimilaten am Licht auf ihre Kosten Pflanzen im Dunkeln oft recht weit entwickeln können. Die Laubblätter enthalten dagegen viel weniger Stoffe, sind bald entleert und leiden auch bei längerem Aufenthalt im Dunkeln. Deshalb sind auch die wichtigsten hier zu besprechenden Unter-

suchungen an Reservestoffbehältern, vor allen Dingen an Samen, ausgeführt worden. Wenn wir die bei diesen obwaltenden Verhältnisse kennen gelernt haben, sind auch die Stoffwandlungen in den Laubblättern leicht verständlich.

Der wichtigste Teil in jedem Samen ist der Keim. Er besteht aus einem kleinen, oft sogar mikroskopisch kleinen Pflänzchen, das meistens ein oder zwei ziemlich weit ausgebildete Blätter, die Kotyledonen, besitzt, alle anderen Teile aber in noch embryonalem Zustande aufweist. Man unterscheidet zwischen den Kotyledonen die sog. Plumula, d. h. den Vegetationspunkt des Stammes, der von einigen jugendlichen Blättern umgeben sein kann, und am anderen Ende den Wurzelvegetationspunkt, die Radicula. Der ganze Keim wird vielfach von einem besonderen Gewebe, dem Nährgewebe (Endosperm), zu dem nicht selten ein Perisperm hinzukommt, umgeben, das dann seinerseits von der Samenschale umschlossen wird. So wie der Same von der Mutterpflanze sich loslöst, ist er zu einer Weiterentwicklung nicht befähigt, denn er ist in einem Zustande der Trockenheit, die Wachstum unmöglich macht. Neben anderen Bedingungen, z. B. Wärme und Sauerstoff, bedarf also der Same zunächst des Wassers; wird ihm dies geboten, so fängt der Keim an sich zu entwickeln. Gewöhnlich sprengt die Wurzel die Samenschale, gelangt ins Freie und bohrt sich in den Boden ein; später folgt ihr das Stämmchen und entfaltet über dem Boden die Blätter. Erst wenn diese sich am Licht befinden und ergrünt sind, ist die Pflanze selbständig und kann sich von eigenen Assimilaten ernähren; ihre Entwicklung aber bis zu diesem Stadium ist überhaupt nur möglich, wenn dem Keimling Reservestoffe von der Mutterpflanze mitgegeben werden. Gewöhnlich gestatten aber die Reservestoffe eine noch viel weiter gehende Entwicklung, und man kann namentlich aus großen Samen (z. B. Bohne) im Dunkeln Pflanzen von beträchtlichen Dimensionen erzielen, die ganz auf Kosten der Reservestoffe entstanden sind. Diese finden sich manchmal im Keim selbst abgelagert, und besonders die relativ umfangreichen Keimblätter, in anderen Fällen das Hypokotyl, d. i. das Stengelglied unterhalb der Keimblätter, sind ihre Lagerungsstätte. Außerdem aber dient das Nährgewebe, also eine außerhalb des Keimlings gelegene Zellmasse, zur Deponierung von Reservestoffen.

Als Reservestoffe treten in den Samen stickstoffhaltige und stickstofffreie organische Substanzen sowie Aschenbestandteile auf. Diese drei Kategorien von Stoffen sind aber nicht immer in den Verhältnissen im Samen aufgestapelt, wie sie von der jungen Pflanze verbraucht werden. Wäre das der Fall, so müßten, wenn die Keimung im Dunkeln stattfindet und der Keimling nur destilliertes Wasser von außen aufnehmen kann, zu einer bestimmten Zeit sämtliche Reserven gleichzeitig aufgezehrt sein. In der Natur dringt die Wurzel gewöhnlich rasch in den Boden und findet dort die nötigen Aschensubstanzen; da sie zuerst von außen dem Keimling zuzufließen pflegen, ist es erklärlich, daß die Samen von ihnen meist nur geringe Mengen besitzen. Damit aber hängt es zusammen, daß Godlewski[2]) eine erheblich bessere Entwicklung von Rettichpflänzchen im Dunkeln erzielte, wenn er ihnen Nährsalze bot, als wenn er sie in Wasser wachsen

2) Godlewski 1879 Bot. Ztg. **37** 97. Vgl. auch Pfeiffer u. Rippel 1921 Journ. f. Landwirtsch. **69** 137.

ließ. Nur im ersteren Falle konnten sie die organischen Reservestoffe voll ausnutzen und erreichten fast das doppelte Frischgewicht als die in Wasser erzogenen. Bei einem Ueberwiegen der stickstofffreien Reserven wird es also zu einem Entwicklungsstillstand kommen, wenn keine Nitrate geboten werden, oder wenn diese etwa im Dunkeln nicht genügend assimiliert werden sollten. Der umgekehrte Fall ist von manchen Leguminosen (Lupine) bekannt: wenn die Entwicklung im Dunkeln sistiert ist, findet man in den Keimlingen noch große Massen von stickstoffhaltiger organischer Substanz, die hier im Verhältnis zur stickstofffreien in zu großer Menge magaziniert wird (vgl. S. 294). Die Größe der Entwicklung wird also von dem Mangel an einem bald ins „absolute Minimum" gelangenden Stoff bestimmt (vgl. S. 138).

Als Reservestoffe der Samen finden sich ganz besonders solche, die entweder unlöslich in Wasser sind, oder kolloidale Lösungen bilden. Damit ist zweierlei erreicht; einmal nehmen die wasserfreien Stoffe weniger Raum ein, andererseits wird der bei konzentrierteren Lösungen von Kristalloiden auftretende hohe osmotische Druck bei der die Keimung einleitenden Quellung vermieden. Wir werden sehen, daß sich die nicht austrocknenden Reservestoffbehälter anders verhalten. — Als stickstofffreie Reservestoffe treten in Samen in größerer Verbreitung namentlich Stärke, Zellulose und Fett, als stickstoffhaltige Körper Proteine auf. Wenn wir nun dazu übergehen, die Lösung und das Auswandern der Reservestoffe näher zu betrachten, so beginnen wir mit der Stärke, die sehr häufig als Reservestoff auftritt.

Stärke. Ohne chemische Veränderung ist die Stärke nicht in Wasser löslich. Solche Umwandlungen, die zur Bildung löslicher Produkte führen, können außerhalb der Pflanze in verschiedener Weise ausgeführt werden. Schon heißes Wasser wirkt in diesem Sinn, indem es die Stärke verkleistert und sie dann schließlich in Glukose verwandelt. Eine rasche Ueberführung in Traubenzucker erzielt man auch durch Einwirkung von Säuren in der Wärme; dagegen treten andere Produkte auf, wenn die Stärke durch die Einwirkung von Alkalien, Kalknitrat, Chloralhydrat etc. gelöst wird. In der Pflanze aber ist die Auflösung der Stärkekörner, die, sowohl wenn sie wachsen, wie wenn sie gelöst werden, vom Chromatophor umgeben sind, einem Stoff von besonderen Eigenschaften anvertraut, der Diastase (Amylase), die zu der physiologischen Gruppe der Enzyme oder Fermente gehört. Sie ist ein Produkt des Organismus, vermag aber auch außerhalb desselben zu funktionieren. Man verschafft sich die Diastase am bequemsten, indem man stärkereiche Pflanzenteile, etwa Gerstenkörner, einige Zeit nach Beginn der Keimung zerkleinert und mit Wasser von höchstens 45° extrahiert; die Diastase geht mit anderen löslichen Körpern in das Wasser über, und wir können deshalb ein Gersten- oder Malzextrakt zum Studium ihrer Eigenschaften verwenden.

Setzt man dem Extrakt Stärkekörner zu, so sieht man sie in derselben Weise, wie in dem intakten keimenden Samen, allmählich in Lösung gehen (Fig. 39 S. 268). Dabei verhalten sich die Stärkekörner verschiedener Pflanzen verschieden resistent. Will man die Reaktionsprodukte untersuchen, so kommt man bei Verwendung von Stärkekleister rascher zum Ziel. Verfolgt man die eintretenden

Veränderungen mit Jodlösung, so sieht man, daß die durch sie erzielte Blaufärbung bald nachläßt und einer weinroten Färbung Platz macht. Schließlich schwindet auch diese. Man bemerkt übrigens auch ohne Jod am Aussehen der Lösung eine beträchtliche Veränderung. Ursprünglich war sie schwerflüssig und opalisierend, jetzt ist sie durchsichtig und dünnflüssig. Diese Verringerung der Viskosität kann an der zunehmenden Fallgeschwindigkeit von in der Lösung suspendierten Körpern messend verfolgt werden. Die Stärke ist schließlich verschwunden, „Dextrin" und Maltose ist an ihre Stelle getreten [3]). Das Auftreten der Maltose gibt sich darin zu erkennen, daß die Flüssigkeit jetzt alkalische Kupferlösung reduziert.

Wie die Verzuckerung im einzelnen verläuft, ist noch nicht genau bekannt, weil die Fragen über die **Chemie der Stärke** noch durchaus kontrovers sind. Die Stärkekörner, wie man sie mikroskopisch beobachtet, bestehen aus der eigentlichen Stärkesubstanz, Wasser und anorganischen Beimengungen.

Nägeli (1874), dessen durch die Röntgenaufnahme jetzt glänzend bestätigte Annahme, daß die Stärkekörner aus winzigen Kristallen aufgebaut sind, uns durchaus modern anmutet [4]), lehrte, daß die Stärkesubstanz zum größten Teil aus der mit Jod sich bläuenden „Granulose" besteht und aus der „Stärkezellulose", die ein zartes Skelett in jener bildet. Meyer [5]), der die Stärkesubstanz „Amylose" nennt, sagt, daß sie aus zwei nahe verwandten Substanzen besteht: β Amylose, die sich mit Jod bläut und in heißem Wasser löslich ist und die Hauptmasse darstellt, und α-Amylose, die mit Jod nicht reagiert und in heißem Wasser übrig bleibt, im übrigen vielleicht nur polymere β-Amylose sein soll. Außerdem ist etwas Amylopektin beigemengt [5]).

Nach Maquenne und Gruzewska [6]) besteht das Stärkekorn aus „Amylose" und „Amylopektinen". Unter dem Einfluß einer 1-proz. Sodalösung soll die Amylose völlig gelöst werden und das Amylopektin übrig bleiben. Letzteres bildet namentlich die peripheren Teile des Kornes und bleibt bei dieser Behandlung in Form von geplatzten Säcken übrig, aus denen die zentral gelagerte Amylose als Lösung ausgetreten ist. Während Maquenne etwa 20 Proz. des Kornes für Amylopektin hielt, findet Gruzewska bis zu 40 Proz. Auch bei Behandlung mit Wasser in der Wärme verhalten sich die beiden Substanzen verschieden: das Amylopektin bleibt ungelöst [7]) und bedingt die klebrige Beschaffenheit des Stärkekleisters, die Amylose (= Nägelis Stärkezellulose) wird gelöst und fällt beim Erkalten allmählich wieder (in Sphärokristallen?) aus (sog. Retrogradation). Wie es scheint, kommt die Jodfärbung nur der Amylose, nicht auch dem Amylopektin zu; letzteres soll übrigens auch einen beträchtlichen Gehalt an Mineralstoffen besitzen.

Die Verzuckerung der Stärke oder des Stärkekleisters unter Einwirkung des Malzextrakts soll in zwei Etappen vor sich gehen. Zunächst wird die Amylose sehr rasch in Maltose übergeführt. Sodann erfolgt langsam unter Einwirkung eines sich im Malzextrakt erst allmählich bildenden Enzyms die Hydrolyse des Amylopektins unter Bildung von „Dextrinen", die indes alle allmählich zu Maltose werden können [8]).

---

3) Lintner u. Düll 1893 Ber. Chem. Ges. **26** 2533. A. Meyer 1895 Untersuchungen über die Stärkekörner. Jena.

4) Zsigmondy zit. S. 4. Die Doppelbrechung der Stärkekörner ist Eigendoppelbrechung, nicht lediglich Stäbchendoppelbrechung.

5) Ueber mit Jod sich rot färbende, außer Amylosespuren „Amyloerythrin" (Bütschli), Dextrin und Amylodextrin enthaltende Stärkekörner vgl. Meyer 1915 Mikroskop. Praktikum S. 25. Jena.

6) Maquenne 1906 Bull. Soc. d. Chim. de Paris **35**; 1908 Compt. rend. Acad. Paris **146** 542. Gruzewska 1908 ebenda **146** 540; 1911 ebenda **152** 785.

7) Durch Dialyse gereinigtes Amylopektin soll sogar in kaltem Wasser gelöst werden. Gruzewska 1911 zit. in Anm. 6.

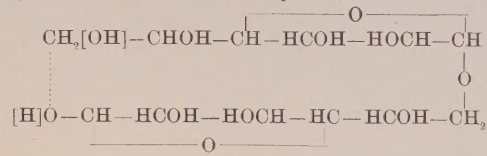
8) Gegen diese Angaben von Gruzewska bestehen die schwersten Bedenken. Die Wachstumsgeschichte der Stärkekörner läßt es als unwahrscheinlich erscheinen, daß die peripheren Schichten aus ganz anderer Substanz bestehen als die inneren. Ein Stärkekorn kann ja immer weiter wachsen, also immer neue periphere Schichten erhalten. Sollte nun bloß in ihnen das Amylopektin enthalten sein, so müßte dieses in dem Maße, wie neues sich bildet, im Zentrum in Amylose sich verwandeln. Dann

SAMEC[9]) trennt durch Elektrodialyse den Kleister in einen elektronegativen gallertartig-schleimigen Anteil — Amylopektin — der mit H_3PO_4 gepaart ist und durch Erhitzen mit Wasser unter hohem Druck in einen nun P-freien, nicht mehr kleisterbildenden Anteil, sog. Amyloerythrin, mit Jod rotbraun, übergeht, und in eine klare Amyloselösung, die genauer als Amyloamylose bezeichnet wird und sich mit Jod bläut. Durch geeignete Einführung von H_3PO_4 soll übrigens Amyloamylose in kleisterbildendes, quellendes Amylopektin übergehen, der Unterschied zwischen den beiden Komponenten vielleicht auch auf verschieden hohen Dispersitätsgrad zurückzuführen sein. — BIEDERMANN[10]) sodann extrahiert Stärke mit Wasser von 80° und löst so daraus die mit Jod sich blaufärbende Amylose (von der z. B. die Kartoffelstärke mehr als die Weizenstärke enthält) und die, falls hochdispers, sehr zur „Autolyse" unter dem Einfluß von Speichelsalzen oder anderen Salzen neigt (vgl. später) heraus; zurück bleibt das Stroma, die Gerüstsubstanz, die ihrerseits besteht aus der mit Jod nicht reagierenden Stärkezellulose und dem mit Jod sich violett färbenden Amylopektin, das der Autolyse widersteht, aber durch Diastase abgebaut wird.

ZWIKKER[11]) endlich läßt gleichfalls das Stärkekorn aus zwei Substanzen bestehen: Amylose und Amylopektin. Erstere kann aus mechanisch zerriebenen Stärkekörnern als hochdisperses Kolloid gewonnen werden. Je reicher eine Stärke an Amylose ist, um so leichter wird sie von Enzymen angegriffen. Beim Verkleistern verschwindet dieser Unterschied zwischen den verschiedenen Stärkesorten, da hierdurch der natürliche Dispersitätsgrad verändert wird. Das Amylopektin, das der Verfasser für eine mit Kationen — Ca beim Weizen, K bei der Kartoffel, Ca und K bei der Tulpe u. a. — verbundene Amylophosphorsäure hält, bedingt die Viskosität des Kleisters; diese ist um so höher, je reicher der Gehalt an K ist. Im unverletzten Korn soll amylophosphorsaures K eine dichte, Ca aber eine lockere Lagerung der Micellen bedingen, so daß auch das Kation des Amylopektins die Angreifbarkeit der Amylose durch Enzyme beeinflußt. — Die Schichtung soll auf abwechselndem K- und Ca-Gehalt der aufeinander folgenden Schichten beruhen (?).

Die **Formel der Stärke** schreibt man gewöhnlich: $C_6H_{10}O_5n$; n ist unbekannt, meist nimmt man eine lange, vielfach riesige Kette von glukosidisch miteinander verbundenen Zuckermolekülen an, und ein Molekulargewicht von 4000—100000. Gegen diese Anschauung wendete sich KARRER[12]); ehe wir darauf eingehen, müssen aber in Kürze einige neuere Arbeiten über die „Bausteine" der Stärke, die sog. „Dextrine", die von jeher Schmerzenskinder der schwierigen Stärkechemie gewesen sind, referiert werden. SCHARDINGER[13]) gewann durch Einwirkung des Bac. macerans auf Stärkekleister „kristallisierte Dextrine", die dann PRINGSHEIM[14]) „Amylosen" taufte, Anhydrozucker (Ringzucker), die, soweit sie kristalloide Lösungen geben, und gut kristallisieren, als Polysaccharide erster Ordnung bezeichnet werden; polymere davon, polymere Anhydrozucker, nennt PRINGSHEIM Polysaccharide zweiter Ordnung; zu diesen gehört auch die Stärke. PRINGSHEIM unterscheidet zwei Reihen solcher Amylosen, eine α-Reihe und eine β-Reihe.

Wenn wir uns nun KARRERS Studien zuwenden, so interessiert uns zunächst nur die α-Diamylose, welche ein Maltoseanhydrid ist. Maltose hat die Formel:



wäre aber der Unterschied zwischen Amylose und Amylopektin offenbar nicht so groß, wie man nach MAQUENNE glauben müßte. Ueber die Frage einer besonderen Außenschicht der Körner vgl. auch ZWIKKER Anm. 11.

9) 1914 Kolloidchem. Beih. **6** 23. SAMEC u. Mitarbeiter waren den ersten, die Phosphor für einen integrierenden Bestandteil des Stärkekornes hielten. Auch KERB (1919 Biochem. Zeitschr. **100** 3) vertritt diese Anschauung. Es gelang ihm, nach NEUBERGS Phosphorylierungsverfahren Stärke an Phosphor anzureichern. Durch Diastase wird phosphorylierte Stärke in Hexosemonophosphorsäure ($C_6H_{11}O_5PO_4Ca + H_2O$) übergeführt.

10) Fermentforsch. 1921 **4** 1.

11) 1921 Rec. trav. bot. néerl. **18** 1. Vgl. dazu NOACK 1922 Zeitschr. f. Bot. **14** 608.

12) 1922 Ergebn. d. Physiol. **20** 433, und Naturwiss. **9** 399.

13) 1909 Cbl. Bakt. II **22** 98.

14) 1919 Die Polysaccharide. Berlin. (Anm. bei der Korr.: 1923 2. Auflage.) 1922 Ber. Chem. Ges. **55** 1409, und 1923 **56** 1520.

Indem nun eine OH-Gruppe mit einer anderen des Moleküls unter Wasseraustritt sich verkettet (vgl. die eingeklammerten H und OH), entsteht daraus eben jenes Maltoseanhydrid $C_{12}H_{20}O_{10}$, das sich durch Nebenvalenzen eventuell zu Tetra-, Hexa-, Oktoamylose polymerisieren kann. Die Stärke soll nun dadurch charakterisiert sein, daß in ihr Diamylosereste durch Nebenvalenzen zu polymeren Molekülen vereinigt sind, nicht aber dadurch, daß glukosidisch verbundene Zucker sie aufbauen. Denn durch Azetylbromidspaltung — durch welche glukosidische Bindungen nicht zerrissen werden — kann aus Stärke fast 100 Proz. Maltose gewonnen werden. Auch bei Methoxylierung, wobei nach KARRER ebenfalls glukosidische Spaltungen nicht gelöst werden sollen, werden damit übereinstimmende Ergebnisse erzielt: es resultiert Tetramethylostärke $[C_{17}H_{16}O_6(OCO_3)_4]$, und zwar in echter Lösung (da die Methylierung die Neigung zur Assoziation herabdrückt), in welcher das Molekulargewicht zu 900–1200 gefunden werden konnte. Falls hierbei wirklich kein Stärkeabbau stattfand, kann das Stärkemolekül somit nur 4–6 Glukosereste enthalten.

Beim Studium der Verbrennungswärme fand KARRER, daß die der Stärke etwa gleich der der Tetraamylose ist, und nicht höher als die der Oktoamylose, was zu erwarten wäre, wenn sie höher als diese polymerisiert wäre. Schreiben wir mit KARRER Stärke: $(C_{12}H_{20}O_{10})n$, so ist n jedenfalls klein, vielleicht 2 oder 3.

Daß Stärkekörner kristallinisch sind, nahmen die Botaniker seit NÄGELI an (s. oben). Es sind Sphärokristalle, aus nadelförmigen Einzelkristallen, Trichiten, bestehend, die so dünn, etwa 0,1 μ dünn sind, daß sie bei direkter mikroskopischer Betrachtung nicht zu sehen sind. Wo Schichtung zu sehen ist, soll sie auf verschieden dichter Lagerung der Trichite beruhen. Aus röntgenspektrographischen Studien schließt nun KARRER ebenfalls auf kristallinischen Bau. Jene eben genannten polymeren Stärkemoleküle sollen durch so starke Valenzkräfte zu Kristallen zusammengehalten werden, daß ihre Zertrümmerung schwer gelingt und auf diese Weise ein hoher Polymerisationsgrad vorgetäuscht wird. — Eine Stellungnahme zu diesen Annahmen, die durch ihre Einfachheit bestechen, steht einem Nichtchemiker nicht zu[15]). Es sei noch erwähnt, daß im Einklang mit diesen chemischen Anschauungen die biologische Erfahrung steht, daß Kleister durch den Bac. macerans nur in solche kristallinische Amylosen zerlegt wird, die Polymere des Maltoseanhydrids sind[16]).

Diastase. Die Verzuckerung des Stärkekleisters durch Malzextrakt läßt sich im Reagenzglas bei geeigneter Temperatur schon bald nachweisen. Viel benutzt wird für solche Versuche lösliche Stärke, hergestellt durch Behandlung von Stärke mit 7,5 Proz. HCl[17]). Ebenso wie aus der keimenden Gerste läßt sich auch aus anderen keimenden Samen oder aus Blättern Diastase extrahieren, und auch noch in vielen anderen stärkehaltigen Geweben, ferner in Pilzen („Taka Diastase" aus Aspergillus oryzae), auch in den Verdauungssäften des Tierkörpers (Speichelsekret, Pankreassaft) ist Diastase nachgewiesen. Was wir als Diastasen bezeichnen, ist jedenfalls ein Sammelbegriff. Es ist so gut wie sicher, daß die Ueberführung der Stärke in „Dextrin" oder, wie wir im Licht neuerer Anschauungen sagen können, die Ueberleitung von Polyamylosen in Diamylose von einem anderen Enzym besorgt wird, als die Weiterspaltung dieser zu Maltose. Es gelang

15) Blaufärbung mit Jod zeigen polymere Amylosen nur in konzentrierter Lösung, in welcher ein Jodmolekül mit kolloiden Aggregaten aus vielen Stärkemolekülen reagieren, d. h. eine feste Lösung (Adsorptionslösung) eingehen kann. Da stark verdünnte Amyloselösungen sich mit Jod nicht bläuen, ist anzunehmen, daß in ihnen die Amylosemoleküle echt gelöst sind (KARRER); vgl. auch BERCZELLER 1922 Biochem. Zeitschr. **133** 502.

16) β-Amylosen (Triamylosen usw.) sollen nach KARRER nicht im Stärkemolekül stecken, sondern sich durch Stoffwechseltätigkeit des Bac. macerans erst aus α-Amylosen bilden. PRINGSHEIM und GOLDSTEIN 1922 Ber. Chem. Ges. **55** 1446 führen aus, daß die α-Reihe Beziehungen zur Amylose, die β-Reihe aber zum Amylopektin zeige. — Auf PICTETs Anschauung, daß die Stärke nicht aus einerlei Bausteinen, sondern aus Glukosanen und Lävoglukosanen (polymerisiertem $C_6H_{11}O_5-O-C_6H_9O_4$) bestehen soll, kann hier nur hingewiesen werden (1921 Compt. rend. soc. phys. d'hist. nat. Genève **38** 108).

17) LINTNER 1886 Zeitschr. f. pr. Chemie **34**.

wenigstens im Malzextrakt durch Erhitzen auf ca. 80° die Fähigkeit der Maltosebildung zu zerstören[18]), während die „Dextrinbildung" weiter ging. Auch der Abbau des Dextrins vollzieht sich nicht immer in der gleichen Weise; vielfach ist freilich nur Maltose gefunden worden, in anderen Fällen aber auch Glukose. Im letzteren Fall ist also auch das Enzym Maltase[19]) beigemengt und bewirkt hydrolytische Spaltung des Maltosemoleküls in zwei Moleküle Traubenzucker[20]). Vergleicht man nun den Einfluß der Diastasen mit dem einer Salzsäurelösung, so zeigt sich, daß die Diastasen zwar auch zu einer Lösung und Verzuckerung der Stärke unter Wasseraufnahme führen, daß sie aber eine enger begrenzte Wirkung haben als die Säuren. Um das Amylum bis zur Glukose zu spalten, genügt eine Säure, es sind aber dazu verschiedene Enzyme nötig, deren jede nur einen kleinen, aber bestimmten Teil am Gesamterfolg hat. Aehnliches gilt für andere Arten von Enzymen. Die Enzyme sind also feinere Reagentien als die H-Ionen, und sie verdanken diesem Umstand die große Wichtigkeit, die sie in der Physiologie gewonnen haben.

Frägt man nun nach der chemischen Beschaffenheit der Diastase, so muß zunächst hervorgehoben werden, daß Malzextrakt nicht eine reine Diastaselösung ist. Setzt man Alkohol zur Lösung, so fällt ein Niederschlag aus, der Eiweißreaktion gibt und, in Wasser gelöst, die stärkelösende Eigenschaft der Diastase, zeigt[21]). Erwärmt man auf etwas über 80°, so fällt wiederum Eiweiß aus und mit ihm die Diastase; sie hat aber jetzt ihre Fähigkeit, Stärke zu verzuckern, verloren. Man nahm daher wohl an, die Diastase sei ein Eiweißkörper, der durch die Einwirkung einer hohen Temperatur koaguliere[22]). Diese Anschauung hat sich aber nicht halten lassen[23]). Da sehr geringe Mengen von Diastase große hydrolytische Wirkungen haben, kann sie eine geringfügige Verunreinigung der Eiweißkörper bilden, die man durch Alkoholfällung aus Malzextrakt erhält.

Chemie der Enzyme. Die Bemühungen zur Aufhellung der chemischen Natur der Diastase im einzelnen und der Enzyme im allgemeinen bewegen sich nun auf zwei prinzipiell verschiedenen Geleisen: Es gibt Forscher, welche sagen, daß die Enzymleistungen vollbracht würden von gewöhnlichen kolloidalen, organischen Stoffen, etwa Gummi, Proteiden usw., die ihre enzymatische Wirkung lediglich einem besonderen Dispersitätsgrad verdanken; ihre „fein abgestimmte Wirkung soll mehr auf Mischungen und zusätzlichen Bedingungen beruhen als auf einem geheimnisvollen chemischen Aufbau"[24]). Wir wollen aber hier, statt solchen Betrachtungen zu folgen, kurz die Bemühungen der Forscher skizzieren, die auf präparativem Weg möglichst reine Enzympräparate herzustellen bestrebt sind und die hoffen, so zu

18) Vgl. Duclaux 1899 Traité de Microbiologie **2**, Diastases S. 400. Paris.
19) Willstätter 1920 Zeitschr. f. physiol. Chemie **110** 232.
20) Vgl. ferner Beijerinck 1895 Cbl. Bakt. II **1** 221; Olsson 1922 Zeitschr. f. physiol. Chemie **119** 1.
21) Ueber Reindarstellung der Diastase vgl. Euler 1907. Ergebnisse der Phys. **6** 197. Siehe ferner S. 260 u. 261.
22) Nach Gramenitzki (1910 Zeitschr. f. physiol. Chemie **69** 286) soll Diastase, die durch Hitze ihr Stärkeverzuckerungsvermögen verloren hat, dieses allmählich wiedergewinnen können.
23) Willstätter 1922 Ber. Chem. Ges. **55** 3601.
24) Zit. nach Willstätter Anm. 23. Dort weitere Literatur.

einer Aufhellung der chemischen Struktur ihrer Moleküle zu gelangen; die auf diesem Gebiet sich geradezu überstürzende Literatur ins einzelne zu verfolgen, ist allerdings hier ganz unmöglich[25]).

Vielfach kann man die Enzyme durch Wasser oder Glyzerin aus dem Organismus extrahieren. Nicht immer aber geht diese Extraktion leicht; da manche Enzyme die Zellhaut nicht durchdringen können, ist zu ihrer Gewinnung erst ein Aufreißen der Zellen nötig. Manchmal gelingt selbst bei solchen Enzymen, die man ungebunden und wasserlöslich in den Zellen anzunehmen hat, z. B. dem Rohrzucker-spaltenden Enzym Invertin (Saccharase) in den Hefezellen, die Gewinnung erst dann, wenn man nicht die Zellwände allein zerreißt, sondern auch den Zellinhalt gründlich zerstört und zertrümmert. In bestimmten Fällen hat es sich wohl auch als praktisch erwiesen, die in geeigneter Weise vorher abgetöteten Zellen zunächst mit eiweißlösenden Enzymen zu behandeln, die eine die Enzyme offenbar schützende Eiweißhülle zerstören und dann erst das Enzym zu extrahieren[26]). Vielfach aber sind die Enzyme nicht frei in den Zellen vorhanden, sondern an Protoplasmabestandteile adsorbiert, und in solchen Fällen muß man zur Extraktion mit passenden chemischen Mitteln, etwa sehr verdünnten Alkalien greifen, die imstande sind, diese Adsorptionskräfte zu überwinden. In allen Fällen muß man sich davor hüten, solche Extraktionsmittel zu wählen, welche die Enzyme schädigen und die Ausbeute drücken würden.

Wenn es überhaupt nicht gelingen will, die Enzyme vom Protoplasma zu trennen, so ist man darauf angewiesen, die enzymatischen Fähigkeiten eines Pflanzenteiles nicht an Extrakten, sondern an dem zerriebenen Organ selbst zu untersuchen. Auch kann man durch Einwirkung niederer Temperatur die Pflanze töten ohne die Enzyme zu schädigen. Im Organbrei, wie in der erfrorenen Pflanze gehen dann die enzymatischen Lösungen wenigstens eine Zeitlang weiter (Autolyse); es ist indessen nötig, hierbei die Mitwirkung von Mikroorganismen durch Zusatz von Antisepticis auszuschließen[27]).

Gelingt es aber auf die eine oder andere Weise ein enzymhaltiges Präparat aus der Zelle zu gewinnen, so gilt es nun, um daraus ein bestimmtes Enzym möglichst rein zu gewinnen, dieses von anderen im Präparat anwesenden Enzymen und sonstigen Stoffen zu befreien; man kann das Präparat zu diesem Zwecke mit der von Brücke (1861) zuerst angewandten Adsorptionsmethode[28]) an Enzym anreichern, indem man die Lösung mit fein verteilten Suspensionen fester Körper, Tonerde, Kaolin schüttelt, die das gewünschte Enzym auf ihrer Oberfläche auswählend niederschlagen, von der es wieder durch geeignete Mittel „eluiert", d. h. in Lösung überführt werden kann. Indem man diese Methode mehrfach hintereinander mit verschiedenen Adsorbentien wiederholt, gelingt es zu einer immer größeren Reinheit des Adsorbats zu gelangen; die Adsorbentien wirken um so besser, je geringere Mengen von ihnen erforderlich sind, weil dann ihr Wahlvermögen für das Enzym besonders groß ist[29]). — Man kann behufs Reinigung

25) Das Folgende zum großen Teil nach Willstätter 1922 Ber. Chem. Ges. 55 3601.

26) Siehe auch Fränkel u. Hamburg 1906 Hofmeisters Beitr. 8 89.

27) Enzyme, die man überhaupt nicht vom Protoplasma trennen konnte, nannte man wohl auch Endoenzyme. Empfehlenswerter aber dürfte es sein, so diejenigen Enzyme zu nennen, die in natura im Innern der Zellen wirken, während als Ektoenzyme solche, die von den lebenden Zellen nach außen abgeschieden werden, zu bezeichnen wären.

28) Vgl. auch Rakusin 1923 Ber. Chem. Ges. 56 1385.

29) Nach Michaelis sollte man die Frage, ob ein Enzym eine Säure, eine Base oder ein Ampholyt ist, dadurch entscheiden können, daß saure nur von elektro-

die Enzyme auch fällen, etwa mittels Tannin, und dann wieder lösen; auch kann man Adsorptions- und Fällungsmethode kombinieren.

Bemerkenswerterweise zeigt sich nun in bestimmten Fällen, daß mit fortschreitendem Reinheitsgrad charakteristische Reaktionen, etwa auf Eiweißkörper, Kohlehydrate, auch auf Mineralstoffe, Fe, P usw., die man vielfach für integrierende Bestandteile des Enzymmoleküls hielt, mehr und mehr verschwinden und endlich eine kolloidale Lösung resultiert, die man nicht durch chemische Reaktionen, sondern lediglich wegen ihrer spezifischen Wirksamkeit als die Lösung eines bestimmten Enzyms erkennen kann. Nach WILLSTÄTTER hat man sich vorzustellen, daß das Enzym besteht aus einem kolloidalen Träger und einer daran hängenden chemisch wirksamen Gruppe deren „Affinität" zum Substrat die spezifische Wirksamkeit des Enzyms bedingt, und deren vorläufig noch unbekannte Konstitution zu ermitteln eine besonders wichtige Aufgabe der Enzymlehre sein wird. — EULER und JOSEPHSON[30]) unterscheiden den „Enzymkern", d. h. den spezifisch aktiven Anteil, der zusammen mit anderen Gruppen, die für die charakteristischen Eigenschaften des Enzyms maßgebend sind, das Gesamtenzym bildet, und Begleiter, die nicht wesentlich sind und vom Ausgangsmaterial und dem zur Reinigung eingeschlagenen Weg abhängen[30]).

Bei der Unkenntnis der chemischen Konstitution der Enzyme kann man offenbar den Reinheitsgrad eines Enzympräparates nicht durch chemische Analyse ermitteln, sondern nur an der Reaktionsgeschwindigkeit, die es auslöst, messen. Diese Geschwindigkeit wird entweder ausgedrückt durch den in gleichen Zeiten erfolgten Umsatz — wobei man sich auf die Beobachtung der Anfangsstadien des Vorganges beschränkt, in denen Zeit und Umsatz einander proportional sind, oder durch Ermittlung der für einen bestimmten Umsatz erforderlichen Zeit, des sog. **Zeitwertes** des Präparates — letzteres dann, wenn man den zeitlichen Verlauf, die „Kinetik" kennt. Man wählt, um den Zeitwert zu ermitteln, eine bestimmte Temperatur und Substratkonzentration, ermittelt ferner den günstigsten p_H-Gehalt, ermittelt unter diesen Bedingungen den zeitlichen Verlauf, um endlich die Zeit zu errechnen, bei der beispielsweise 50 Proz. des Substrats umgesetzt sind. Zeitwert mal Enzymmenge ist dann in vielen Fällen als konstant zu betrachten, die Enzymmenge unter dieser Voraussetzung also bestimmbar[31]). Um nur ein Beispiel zu nennen, konnten WILLSTÄTTER und Mitarbeiter den Zeitwert eines aus Hefe gewonnenen Invertins durch fortgesetzte Reinigung von 340 bis auf 0,2 herabdrücken, d. h. die enzymatische Konzentration des Präparates um das 1700-fache steigern[32]). (Siehe auch S. 267.)

Weitere Eigenarten der Fermente wollen wir wieder an dem Beispiel der Diastase besprechen: Bei 0° ist von einer Lösung der Stärke durch Diastase nur wenig zu bemerken; mit Erhöhung der Temperatur nimmt ihre Wirkung rasch zu, bis sie bei 50° einen Wert erreicht, der dann bis 63° nur noch wenig steigt; erwärmt man noch

positiven Adsorbentien (Tonerde), basische nur von elektronegativen (Kaolin) adsorbiert werden, amphoter reagierende von beiden. In dieser Fassung ist das unzutreffend, da die Adsorbierbarkeit wesentlich von den Begleitstoffen abhängt und mit dem Reinheitsgrad wechselt (WILLSTÄTTER u. KUHN 1921 Zeitschr. f. physiol. Chemie **116** 53).

30) 1923 Ber. Chem. Ges. **56** 1097.

31) KIESEL 1921/22 Zeitschr. f. physiol. Chemie **118** 284. KUHN 1923 ebenda **125** 1. Dies gilt nur unter der Voraussetzung, daß Begleitstoffe, die die Wirksamkeit des Enzyms fördern oder hemmen, die Sachlage nicht komplizieren. Der quantitative Vergleich zweier aus verschiedenen Objekten gewonnener Enzymlösungen ist aus diesem Grund nicht zulässig. Begleitstoffe können nur dann als belanglos gelten, wenn sie sich lediglich mit dem kolloiden Träger, nicht mit der aktiven Gruppe des Enzyms vereinigen und so deren Wirksamkeit in Mitleidenschaft ziehen. Schwermetalle als Begleitstoffe können sogar die aktive Gruppe gänzlich inaktivieren, wenn sie mit ihr reagieren. Als Beispiel für ein von Begleitstoffen verhältnismäßig wenig abhängiges Enzym nennt WILLSTÄTTER das Invertin, während das fettspaltende Enzym Lipase stark abhängig davon ist, so daß bei dieser die Enzymmenge schwer aus der Wirksamkeit bestimmt werden kann. Inwieweit diese Eigenart der Lipase von Adsorptionsverhältnissen, die die Wirksamkeit der Lipase bedingen, abhängen könnte, vgl. WILLSTÄTTER Anm. 25.

32) WILLSTÄTTER u. WALDSCHMIDT-LEITZ 1923 Zeitschr. f. physiol. Chemie **125** 132 u. **126** 143. Ders. u. KUHN 1923 Ber. Chem. Ges. **56** 509.

mehr, so nimmt die Wirkung wieder ab und erreicht schließlich in der Nähe der Temperatur, die vernichtend wirkt (85° C), den Wert Null[33]). Konstruiert man eine Kurve, deren Abszissen die Temperatur, deren Ordinaten die stärkelösende Kraft der Diastase verzeichnen, so hat diese große Aehnlichkeit mit den Kurven, die die Abhängigkeit verschiedener Funktionen des lebenden Plasmas von der Temperatur darstellen, wie wir sie bei der Kohlenstoffassimilation schon erwähnt haben (S. 212). Die Kurven, die wir bei Diastase erhalten, unterscheiden sich aber von anderen physiologischen Kurven dadurch, daß das Optimum sehr hoch liegt; tatsächlich so hoch, daß es in der Pflanze überhaupt nie zur Geltung kommen kann, da bei 50 bis 60° die C-Assimilation schon unmöglich wird, und überhaupt die Grenze des Lebens erreicht, oder überschritten ist. — Diese Kurve kommt dadurch zustande, daß die Temperatur in zweifacher Weise auf die Diastase einwirkt. Einmal steigt die hydrolytische Wirkung der Diastase genau so mit der Temperatur wie andere chemische Prozesse; andererseits wird aber die Diastase durch höhere Temperatur in steigendem Maße zerstört, so daß ihre Menge abnimmt. Aus der doppelten Abhängigkeit ergibt sich dann die Optimumkurve[34]).

Im übrigen ist der Gang der Kurve und die Lage ihrer Kardinalpunkte ganz wesentlich abhängig von den jeweiligen Versuchsbedingungen, von der Azidität, auch der Pufferung (S. 10)[35]) der Lösung, der Konzentration usw. Wichtig ist ferner zumal die Dauer der Temperatureinwirkung, denn bei einer Temperatur, die zunächst als optimal imponiert, wird das Enzym auf die Dauer zerstört, so daß das Optimum bei Versuchsbeginn höher liegt als später. Die „Tötungstemperatur" (Euler) ist die Temperatur, bei welcher das Enzym in wässeriger Lösung bei bestimmtem p_H nach 60 Minuten auf die Hälfte seiner Aktivität sinkt. — Schädigung der Diastase durch hohe Temperatur spielt auch in Biedermanns[36]) mühevollen Untersuchungen eine Rolle. Nach ihm besteht dies Enzym, sei es tierischer oder pflanzlicher Herkunft, aus einem organischen Körper von albumoseähnlichem Charakter, der, an sich unwirksam, ein sog Zymogen vorstellt, das erst durch Beigabe von Salzen, die als sog. Kofermente wirken, aktiviert wird[37]). Erwärmt man Diastaselösung bis zu einer bestimmten Temperatur, so scheidet sich unter allmählicher Veränderung jener Albumose ein eiweißähnlicher Körper ab, und im selben Maß entschwindet dem Präparat die Befähigung zum Stärkeabbau. Bei weiterem Erwärmen wird locker gebundener Sauerstoff aus der Albumose in Freiheit gesetzt, was einen weiteren steilen Abfall der Wirksamkeitskurve bedingt. Aber selbst nach lange anhaltendem Kochen wird die Albumose nicht vollkommen zerstört, ein Rest diastatischer Wirksamkeit bleibt erhalten.

Man könnte versucht sein, diese Anschauung mit der Willstätterschen in Einklang bringen zu wollen, indem man die Albumose für den kolloiden Träger der eigentlich wirksamen enzymatischen Gruppe hält. Biedermann[38]) äußert sich aber dahin, daß ebenso wie die Albumosen auch Aminosäuren (Glykokoll, Alanin,

33) Kjeldahl 1879 Medd. fra Carlsberg Labor. **1** 121. Neuere Literatur bei Euler Anm. 1.

34) Vgl. Duclaux 1899 Traité de Microbiologie **2**, Diastases. Paris.

35) Vgl. Lüers u. Lorinser 1922 Biochem. Zeitschr. **133** 487. (Die Inaktivierungskonstante ist beim p_H-Optimum [$p_H = 5$] am kleinsten, die Stabilität am größten.) Weiteres bei Euler (Anm. 1) $\mathbf{2}_1$ 125. Sjöberg 1922 Biochem. Zeitschr. **133** 294.

36) Fermentforschung 1921 **4** 258, 359; 1922 **5** 56, und frühere Jahrgänge. Biochem. Zeitschr. 1922 **127** 38 und **129** 582.

37) Dies Zymogen hat die Eigenschaft, stark adsorbiert zu werden, und haftet auch stets den Stärkekörnern an, so daß es in Kleisterlösungen, zumal wenn sie kalt hergestellt werden, erscheint und in diesen durch geeignete Salze aktiviert werden kann. So konnte sich lange Zeit der Glaube erhalten, unter dem Einfluß jener Salze bilde sich in Kleisterlösungen jeweils neues Enzym aus dem Substrat.

38) 1922 Münchener med. Wochenschr. **69** 1402. Vgl. auch Haehn 1923 Biochem. Zeitschr. **135** 587.

Leucin) bei richtigem Gehalt an Salzen und Sauerstoff diastatische Wirkung ausüben.

In diesen Salzen treffen wir hier zum erstenmal „Aktivatoren" von Enzymen an, die auch sonst in der Enzymologie eine große Rolle spielen. In den Versuchen des eben genannten Forschers, der hauptsächlich mit Speicheldiastase arbeitete, wirkte am kräftigsten NaCl, dann KCl, weniger gut die Chloride der Erdalkalien. Nitrate oder Sulfate wirkten weniger kräftig als Chloride, ganz besonders günstig aber neutrale Gemische von Phosphaten und Chloriden. Die Kombination von Chlor- und Phosphat-Ion war so günstig, daß dadurch selbst eine sonst schädliche allzu starke Abweichung von der neutralen Reaktion wettgemacht werden konnte.

Nun hat man auch alle möglichen anderen Aktivatoren der Diastase kennen gelehrt, Aluminiumsalze, Asparagin usw.[39]). In jedem einzelnen Fall muß aber hier untersucht werden, ob eine spezifische Wirkung der betreffenden Stoffe vorliegt, wie es z. B. beim Asparagin nicht ausgeschlossen ist, oder ob durch den Zusatz die chemische Reaktion geändert wird und diese die Wirkung des Enzyms beeinflußt. Denn es ist, wie erwähnt, schon lange Zeit bekannt, daß die diastatische Wirkung ein p_H-Optimum hat. Ohne auf die ungeheure Literatur über diese Frage im einzelnen einzugehen, sei nur erwähnt, daß nach BIEDERMANN z. B. die Speicheldiastase beim Neutralpunkt am besten arbeitet, daß aber die pflanzlichen Diastasen saure Reaktion des Mediums bevorzugen, die etwa bei $p_H = 5$, in anderen Fällen 3,5—5,5 liegt[40]). Die von dem in Ostasien technisch verwerteten Pilz Aspergillus oryzae gebildete hat ein Optimum, das stärker nach der sauren Seite verschoben ist als das der Malzdiastase. Es ist viel darüber diskutiert worden, ob es sich um verschiedene Diastasen handelt, oder um den Einfluß von wechselnden Wirkungsbedingungen. Nach BIEDERMANN ist u. a. die Konzentration des Enzyms von großer Bedeutung für die Lage des p_H-Optimums.

Uebrigens pflegt mit oder ohne solche „Beschleuniger" eine Diastaselösung nicht die ganze Stärkemenge in Maltose überzuführen, meist bleibt ein Rest von Zwischenprodukten übrig. Das hängt zweifellos nicht damit zusammen, daß die Diastase in einer gegebenen Lösung nach Verflüssigung einer bestimmten Menge von Stärke aufgebraucht ist, sondern damit, daß ihr Verzuckerungsvermögen durch die Reaktionsprodukte gehemmt wird. Sorgt man für genügende Ableitung des gebildeten Zuckers, so geht schließlich alles in Maltose über, und theoretisch ist eine kleine Menge von Diastase fähig, unbegrenzte Stärkemengen zu verzuckern, ohne an ihrer diastatischen Kraft Einbuße zu erleiden.

Wie es Stoffe gibt, die die Diastasewirkung beschleunigen, so gibt es andere, die eine hemmende Wirkung ausüben, und von denen einige auf die Diastase gerade so als Gift wirken wie auf das Protoplasma. Nach BOKORNY[41]) wäre da Formaldehyd zu nennen, das in einer Konzentration von 0,01 Proz. das Protoplasma wie die Diastase nach einer gewissen Einwirkungszeit vernichtet. Gegen die Mehrzahl der Gifte verhält sich die Diastase aber insofern anders, als sie viel weniger empfindlich ist als das Protoplasma. Während letzteres z. B. schon durch sehr geringe Konzentrationen von Sublimat (0,00005 Proz.) und Höllenstein (0,000001 Proz.) zerstört wird, wirken auf die Diastase von beiden Substanzen erst Konzentrationen von

39) EFFRONT zit. nach GREEN 1901 Die Enzyme. Berlin. Vgl. auch HAWKINS 1913 Bot. Gaz. **55** 265 (Einfluß von Chloriden auf Diastase). Auf die Frage, ob Neutralsalze für sich allein, ohne Diastase, eine sehr geringfügige Stärkeverzuckerung bewirken können, gehen wir nicht ein. Vgl. dazu BIEDERMANN Anm. 36, ferner ILJIN zit. auf S. 76 Anm. 41. — Wenn WILLSTÄTTER sagt, daß die Diastase auf Chlor-Ion angewiesen sei, das Trypsin auf Ca-Ion, so kann das in dieser Allgemeinheit für pflanzliche Enzyme nicht gelten, da die meisten Pflanzen ganz ohne Chloride gezüchtet werden können, desgleichen auch manche Moose, Algen und Pilze ohne Ca.

40) Vgl. auch FUNKE 1922 Rec. trav. bot. néerl. **19** 219.

41) BOKORNY 1901 Bot. Cbl. **85** 293. Vgl. u. a. ferner BERCZELLER u. FREUD 1922 Biochem. Zeitschr. **133** 493, 502 (Einwirkung von Jod auf Diastase). OLSSON 1921 Zeitschr. f. physiol. Chemie **114** 57 (Wirkung von $AgNO_3$). — Ueber Schädigung der Diastase durch Pepsin, nicht durch Trypsin: BIEDERMANN 1922 Biochem. Zeitschr. **127** 38. Siehe auch Anm. 31.

0,01 Proz. schädlich. Man kann also durch Zusatz gewisser Gifte in geeigneter Verdünnung das Leben von Mikroorganismen völlig ausschließen und das Enzym in Wirkung belassen. Da aber Mikroorganismen die Versuche mit Malzextrakt wesentlich beeinflussen könnten, ist ihr Ausschluß von größter Bedeutung. Meist wird zu diesem Zweck Thymol oder Toluol verwendet.

Während die verschiedenen Enzyme alle schon in sehr geringer Menge wirken und nicht oder nicht dauernd in die Reaktion eingehen, unterscheiden sie sich dadurch, daß jedes einzelne Enzym wahrscheinlich nur einen oder wenige verwandte Körper angreift. Darum kann man sie nach ihrer Wirkung einteilen. An dieser Stelle betrachten wir nur die hydrolytischen Spaltungen enzymatischer Natur — auf andere Wirkungen von Enzymen kommen wir später zu sprechen — und da müssen wir mindestens sechs Gruppen[42]) von Enzymen unterscheiden, nämlich:

a) Die Amylasen oder Diastasen verzuckern Stärke.

b) Die Zellulasen verzuckern Zellulose und mit ihr verwandte Kohlehydrate, die zum Aufbau der Zellwand dienen.

c) Die Invertasen wandeln Disaccharide in Monosaccharide um, z. B. Rohrzucker in Dextrose und Lävulose, Maltose in 2 Moleküle Dextrose[43]).

d) Die glukosidspaltenden Enzyme bilden aus Glukosiden neben anderen Stoffen Traubenzucker; so wird z. B. Amygdalin durch Emulsin in Glukose, Blausäure und Bittermandelöl gespalten[44]).

e) Die Lipasen (Esterasen) zerspalten Fette in Glyzerin und höhere Fettsäuren.

f) Die Proteasen wirken auf Eiweiß und stellen aus diesem Körper her, die schon im Kap. 11 aufgezählt sind[45]).

In den meisten dieser Gruppen existieren wieder mehrere distinkte Enzyme von ganz spezifischer Wirkung[46]). — Die Wirkung der Enzyme wird heutzutage durchweg als eine katalytische betrachtet[47]), und eine solche findet sich auch bei chemisch recht einfachen Stoffen.

Katalyse. Berzelius, der zuerst von Katalyse gesprochen hat, verstand unter Katalysatoren Körper, „die durch ihre bloße Gegenwart die schlummernde Verwandtschaft der Stoffe zu erwecken vermögen". Ostwald[48]), der 1901 von neuem auf die Wichtigkeit der Katalyse für zahllose chemische Vorgänge, vor allem im Organismus aufmerksam gemacht hat, definiert die Katalysatoren als Stoffe, die imstande sind, die Geschwindigkeit einer Reaktion zu ändern, obgleich sie

42) Weitere Enzyme bei Euler l. c. Versuche Duggars (1914 Ann. Missouri Bot. Garden **1** 419), bei Braunalgen Enzyme nachzuweisen, sind gescheitert.

43) Chemisch gesprochen, sind die Invertasen Glukosidasen.

44) Genau genommen, spaltet β-Glukosidase das Amygdalin in Zucker und Mandelsäurenitril; dies wird dann durch eine „Nitrilase" in Benzaldehyd und Blausäure zerlegt. Ueber die Glukosidase des Emulsins s. Willstätter 1923 Zeitschr. f. physiol. Chemie **129** 33. Vgl. ferner Rosenthaler 1922 Fermentforsch. **6** 197.

45) Hierher auch Peptide-, Harnstoff-, Arginin-, Nukleinsäure-spaltende Enzyme.

46) Ueber „Lipoide" spaltende Enzyme vgl. Biedermann 1919 Pflügers Arch. **178** 392. Ueber Lecithin-spaltende Enzyme: Nemec 1919 Biochem. Zeitschr. **93** 94. Ueber Tannase, die aus hydrolysierbaren Gerbstoffen Zucker frei macht, vgl. Euler (Anm. 1) **2**, 305.

47) Höber 1922 Physik. Chemie der Zelle. 4. Aufl.

48) Ostwald 1904 Verhandl. d. Ges. deutscher Naturforscher zu Hamburg. Leipzig 1902.

nicht oder nicht erheblich in den Endprodukten der Reaktion erscheinen; für uns besonders wichtig ist dabei eine Beschleunigung der Reaktion, denn eben in diesem Sinne verändern die Enzyme die Reaktionsgeschwindigkeit. Ein typisches Beispiel für Katalyse finden wir in der Beschleunigung der Hydrolyse des Rohrzuckers zu Invertzucker durch Säure. Diese Inversion erfolgt auch durch alleiniges Erhitzen des Zuckers in einer wässerigen Lösung, nur viel langsamer als bei Säurezusatz. Und bei gewöhnlicher Temperatur erfolgt sie ohne Säure noch viel langsamer. Die Säure beschleunigt also einen Vorgang, der an sich eintritt, und wird dabei nicht verbraucht, sondern findet sich am Ende der Reaktion, wenn aller Zucker invertiert ist, noch in derselben Menge vor, in der sie anfangs zugesetzt wurde. Den gleichen Einfluß wie die Säure hat das Enzym Invertase. Die Katalysatoren wirken also — um ein Bild von OSTWALD zu gebrauchen — wie die Schmiermittel der Maschinen; sie liefern keineswegs die Energie zu dem betreffenden Vorgang, sondern vermindern nur die Reibung. Energieaufwand ist bei allen katalytischen Reaktionen auch gar nicht möglich. Denn es handelt sich eben um Vorgänge, die freiwillig, d. h. ohne Energieaufwand sich vollziehen. Gerade in dieser Beziehung wird man vielleicht Bedenken gegen die Unterbringung mancher Enzymwirkungen unter den katalytischen Vorgängen haben; von einer freiwilligen Maltosebildung aus Stärke z. B. ist für gewöhnlich nichts wahrzunehmen. Wenn nun auch bei niederer Temperatur die Stärke unverändert bleibt, so hindert das doch nicht an der Annahme, daß sie sich zersetzt — nur eben unter diesen Umständen mit unmeßbar geringer Geschwindigkeit.

Wenn die Katalysatoren weiter keinen Einfluß haben, als daß sie die Reaktionsgeschwindigkeit verändern, so können sie auf den Endzustand der Reaktion keinen Einfluß haben. Bei der Invertierung des Rohrzuckers durch Säuren ist der Endzustand erreicht, wenn aller Rohrzucker zersetzt ist; die Reaktion ist eine vollständige. Andererseits gibt es auch unvollständige Reaktionen, die nur bis zur Herstellung eines Gleichgewichtes zwischen Ausgangsmaterial und Reaktionsprodukt führen. So geht z. B. die Spaltung des Essigesters in Alkohol und Essigsäure unter Wasseraufnahme nicht zu Ende, sondern hört auf, wenn ein Teil des Esters noch unzersetzt ist. Das ist dadurch zu erklären, daß Esterbildung unter Wasserausscheidung und Esterzersetzung unter Wasseraufnahme gleichzeitig stattfinden, und daß das Gleichgewicht dann eintritt, wenn Spaltung und Synthese mit gleicher Geschwindigkeit erfolgen. Da nun aber die Geschwindigkeit (abgesehen von anderen Bedingungen) von der Konzentration der vorhandenen Stoffe abhängt, so kann man durch eine Konzentrationserhöhung des Esters eine Spaltung, durch Konzentrationserhöhung von Säure und Alkohol eine Synthese bewirken. Mit anderen Worten: die Reaktion verläuft in beiden Richtungen, sie ist umkehrbar. Wenn nun der Katalysator an dem Gleichgewicht nichts ändern kann, so muß dieses mit und ohne Katalysator und auch mit verschiedenen Katalysatoren immer das gleiche bleiben. In der Tat trifft das bei manchen Katalysen zu, bei anderen aber nicht. Wenn z. B. kolloidale Metalle wie Gold, Palladium, Eisen mit Wasserstoffsuperoxyd zusammengebracht werden, so beschleunigen sie dessen Zersetzung, bis alles in Wasser und Sauerstoff zersetzt ist. Auch Silber hat die gleiche Wirkung, aber es führt die Zerlegung nicht zu Ende, wahrscheinlich weil es vom Peroxyd gelöst wird. Es tritt also eine unvollständige Reaktion ein, die scheinbar zu einem Gleichgewicht führt. Mit dem echten Gleichgewicht einer reversiblen Reaktion hat dieses indes nichts zu tun. Vielmehr geht die Reaktion immer weiter, wenn auch langsam, und sie kann durch Zufügung einer neuen Katalysatormenge von neuem beschleunigt werden. Man spricht in diesem Fall von „falschem Gleichgewicht“. Ein solches tritt uns auch bei Enzymen entgegen. Amygdalin wird durch feinverteiltes Platin wie durch Emulsin gespalten; die auftretende Blausäure macht aber ebenso das Emulsin wie das Platin unwirksam, es „vergiftet“ die Katalysatoren und hemmt so den Fortgang der Reaktion. Zugabe von neuem Katalysator läßt dementsprechend auch hier die Reaktion über das falsche Gleichgewicht hinausgehen.

Daneben gibt es aber gerade bei Enzymen nicht ganz selten eine wirkliche Verschiebung des Gleichgewichtes. Eine solche ist nur möglich, wenn eine reversible Verbindung zwischen Enzym und den Komponenten einer reversiblen Reaktion eintritt. Sie steht somit nicht in Widerspruch mit dem Begriff des Katalysators.

Wenn vielfach, wie wir sahen, bei Enzymreaktionen echte Gleichgewichte eintreten, so muß notwendig das Enzym nicht nur den Abbau der komplizierten Substanz bewirken, sondern auch umgekehrt ihren Aufbau. Je nach den bestehenden Konzentrationen muß also Synthese oder Hydrolyse eintreten. In der Tat ist eine synthetische Wirkung von Enzymen nachgewiesen worden, so z. B.

für Kohlehydrate, für Ester, für Glukoside, Polypeptide[49]). Und wenn es gelingt, das eine Reaktionsprodukt dauernd ganz zu entfernen, dann muß es bei solchen Katalysen zu einem einseitigen Abbau oder Aufbau kommen. Die synthetische Wirkung der Enzyme ist aus mehreren Gründen von ganz besonderem Interesse. Zunächst zeigt sich, daß wir es bei den Enzymen nicht nur mit Reagentien zu tun haben, die, wie man früher dachte, weiter nichts als die Lockerung des Atomverbandes bewirken können. Vielmehr sehen wir, daß das ganze chemische Geschehen im Organismus, der ganze Stoffwechsel und wahrscheinlich überhaupt alle Lebenserscheinungen mit Hilfe von Enzymen bewirkt werden, die ihrerseits unter der Leitung der lebenden Substanz stehen, wie Soldaten unter der Leitung ihrer Feldherren (Palladin). Die Tätigkeit der Enzyme im Organismus ist weit entfernt von den Eingriffen, durch die wir im Laboratorium Stoffe zur Reaktion bringen. Durch das Fehlen der hohen Temperaturen, aller starken Oxydations- und Reduktionsmittel unterscheidet sich die Chemie der Pflanze tief von der des Chemikers. In zweiter Linie erregen enzymatische Synthesen unser Interesse, weil gezeigt werden konnte, daß z. B. bei der Synthese von Mandelsäurenitril aus Benzaldehyd und Blausäure durch Emulsin ein optisch aktives d-Benzaldehydcyanhydrin gebildet wird[50]); die enzymatische Synthese verläuft also asymmetrisch, während ohne Enzym das Gemisch dauernd inaktiv bleibt. Es ist aber im höchsten Grade für den Organismus charakteristisch, daß er in der Regel bei Analyse und Synthese solche optisch aktive Stoffe schafft[51]), während künstliche Eingriffe inaktive Substanzen herstellen. Indes besteht auch hierin kein durchgreifender Unterschied zwischen Enzym und anorganischen Katalysatoren, nachdem durch Bredig und Fajans[52]) gezeigt wurde, daß man auch mit anorganischen Katalysatoren asymmetrischen Abbau erzielen kann.

Wir sehen aus alledem, daß der Einordnung der Enzyme unter die Katalysatoren keinerlei Schwierigkeiten mehr im Wege stehen. In manchen Fällen wirkt der Katalysator zweifellos dadurch, daß er mit dem Substrat reagiert, ein Zwischenprodukt bildet[53]) und sich aus diesem wieder regeneriert. Die Nichtbeteiligung an der Reaktion ist also in diesem Fall nur eine scheinbare. Wenn auch sicherlich nicht jede Katalyse auf die Bildung und den Zerfall von Zwischenprodukten zurückgeführt werden kann, so dürfte dieser Modus der Katalysatorwirkung doch gerade unter den Enzymen sehr verbreitet sein. Mit dieser Art der Einwirkung steht auch die Spezifizität der Enzyme in gutem Einklang. Es muß ein gegenseitiges chemisches Aufeinanderpassen von Enzym und Substrat bestehen, das Emil Fischer durch das Bild von Schloß und Schlüssel verständlicher zu machen suchte. Aber auch in bezug auf die Spezifität der Wirkung besteht kein durchgreifender Unterschied zwischen Enzymen und anorganischen Katalysatoren. Säureionen freilich wirken auf zahllose Stoffe katalytisch, aber Kaliumbichromat z. B. beschleunigt nur die Oxydation des HJ durch $HBrO_3$, nicht aber durch HJO_3!

Von allen anorganischen Katalysatoren[54]) dürften wohl die kolloidalen Metalle, die man z. B. durch elektrische Zerstäubung herstellen kann, vielleicht die weit-

49) Abderhalden 1916 Fermentforsch. **1** 47. — Fränkel 1921 Biochem. Zeitschr. **20** 218. Zusammenstellung synthetisch wirksamer Enzyme u. a. bei Neuberg u. Hirsch 1921 Biochem. Zeitschr. **115** 282 und Euler 1922 Ber. Chem. Ges. **55** 3583. Ueber Kernsynthesen (Synthese von C Ketten) Neuberg 1921 Naturwissensch. **9** 334 und Kap. 14. Ueber Synthese N-haltiger Stoffe aus Zucker und Aminosäure durch ein Hefeenzym: Kostytschew 1923 Zeitschr. f. physiol. Chemie **127** 276.

50) Rosenthaler 1910 Biochem. Zeitschr. **26** 1; 1922 ebenda **128** 606; 1922 Fermentforch. **5** 334.

51) Hess u. Weltzien 1920 Ber. Chem. Ges. **53** 119 u. 1375. Dazu Pringsheim ebenda 1372.

52) Bredig u. Fajans 1908 Ber. Chem. Ges. **41** 752. Fajans 1910 Zeitschr. f. physik. Chemie **73** 25. Bredig u. Fiske 1912 Biochem. Zeitschr. **46** 7.

53) So sind zwei Saccharasen bekannt: Hefesaccharase, die mit dem Fruktoserest der Saccharose ein Reaktionszwischenprodukt bildet, also eine Fruktosaccharase ist, und Takasaccharase (aus Aspergillus oryzae), die mit dem α-Glukoserest des Rohrzuckers reagiert, also Glukosaccharase ist; das kann daraus geschlossen werden, daß die Wirkung der Hefesaccharase durch beigegebene Fruktose, nicht aber Glukose gehemmt wird, während Takasaccharase sich umgekehrt verhält. Kuhn 1923 Zeitschr. f. physiol. Chemie **129** 57.

54) Bredig 1901 Anorganische Fermente. Leipzig. 1907 Biochem. Zeitschr. **6** 283.

gehendste Aehnlichkeit mit den Enzymen aufweisen. Sie beruht wohl darauf, daß auch die Enzyme Kolloide sind[55]), und sie äußert sich in folgenden Punkten:

1. Wie die Enzyme, so wirkt z. B. auch das Platinsol in äußerst geringer Menge; 1 Gr-Atom Pt hat noch in 70-Millionen-Liter-Lösung eine meßbare Wirkung.

2. Wie die Enzyme hat auch Platinsol ein Temperaturoptimum; seine maximale Wirkung erfolgt etwas oberhalb von 65°.

3. Die katalytische Wirkung des Pt läßt sich gerade wie die vieler Enzyme durch Zusätze bestimmter Stoffe hemmen. Man nennt diese „negative Katalysatoren" oder „Gifte". Auffallenderweise gibt es sogar Stoffe, die für Enzyme und Metallkolloide gleich giftig sind; so vor allem die Blausäure. Andere Stoffe wirken wieder ganz verschieden auf organische und anorganische Katalysatoren. Es fehlt auch nicht an Stoffen, die eine Katalyse noch weiter beschleunigen können, wie das für Diastase (S. 263) schon ausgeführt wurde.

Dadurch, daß die Enzyme im Organismus durch die Gegenwart anderer Stoffe gehemmt oder gefördert werden können, kommen Regulationen zustande, die für den Stoffwechel so außerordentlich charakteristisch sind.

Die Reaktionsgeschwindigkeit der Enzymhydrolysen ist vielfach quantitativ studiert worden. Es hat sich gezeigt, daß sie manchmal wie bei anderen Reaktionen einfach proportional der Enzymkonzentration geht. In einzelnen Fällen aber finden sich so beträchtliche Abweichungen, daß man von einer Proportionalität zu der Wurzel aus der Enzymkonzentration reden kann (Schützsche Regel). Die Ursache dieser Erscheinung liegt wahrscheinlich darin, daß das Enzym durch ein Reaktionsprodukt gebunden ist, wodurch dann die Geschwindigkeit umgekehrt proportional der umgesetzten Menge wird (s. S. 261).

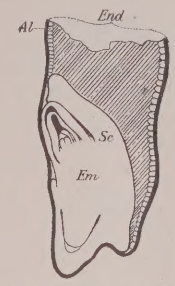


Fig. 38. Längsschnitt durch den unteren Teil des Weizenkornes. *End* Endosperm, *Al* Aleuronschicht desselben, *Em* Embryo, *Sc* Scutellum. Nach Sachs[56]), schwach vergrößert.

Stärkehydrolyse. Wenden wir uns nun wieder zu der Keimung der Samen! Die Lösung der Stärke studieren wir am besten an den Gramineenfrüchten, die an diesem Reservestoff besonders reich sind (nahezu 80 Proz. des Trockengewichtes). Fig. 38 stellt einen Längsschnitt durch das untere Ende eines Weizenkornes vor. Innerhalb der mit der Fruchtschale verwachsenen Samenschale findet sich der reich gegliederte Embryo (*Em*), der mit einem besonderen Organ, dem sog. Schildchen (*Sc*), dem mächtigen Endosperm (*End*) anliegt. Der Inhalt der Zellen des Endosperms ist nicht überall der gleiche. Eine einschichtige Lage peripherer Zellen enthält Aleuronkörner (die sog. Kleberschicht *Al*), die größere zentrale, ebenfalls eiweißreiche Masse ist dicht mit Amylum vollgepfropft. Schon im ruhenden Endosperm läßt sich Diastase nachweisen[57]) und diese nimmt mit dem Einquellen in Wasser beim Beginn der Keimung recht beträchtlich zu. Sie bringt eine Auflösung der Stärkekörner hervor, die eine sehr weitgehende werden kann, wenn für Ableitung der gebildeten Maltose gesorgt wird. Bei einer normalen Keimung ist nun dafür gesorgt, daß der Keimling durch die Epidermis des Schildchens allen sich bietenden Zucker begierig aufnimmt. Anders, wenn man den Keimling entfernt; dann hört nicht nur die Ableitung, sondern bald

55) Der Dispersitätsgrad gereinigter Enzympräparate ist so groß, daß sie optisch leer erscheinen.

56) Sachs 1862 Bot. Ztg. **20** 145.

57) Nach Jauerka (1912 Beitr. z. Biol. **11** 193) fehlt Diastase in ruhenden Weizenkörnern. Vgl. aber Bach u. Oparin 1922 Biochem. Zeitschr. **134** 183. Ueber den Gehalt keimender Bohnensamen an Diastase vgl. Sjöberg 1922 Biochem. Zeitschr. **133** 294; Oparin ebenda **134** 190.

auch die Bildung von Maltose auf, und die Stärkekörner bleiben intakt. Hansteen und Puriewitsch [58]) konnten aber zeigen, daß auch ohne Keimling eine Entleerung des Endosperms stattfindet, wenn man dieses in geeigneter Weise auf einer großen Menge Wasser — unter Ausschluß von Mikroorganismen — so befestigt, daß es nur wenig eintaucht; meist wurde an Stelle des entfernten Embryos bzw. des Scutellums ein Gipssäulchen angegossen, dessen Basis in Wasser gestellt wurde. Auf die Art gelang es bei verschiedenen Gramineen nach etwa 8 Tagen viele korrodierte Stärkekörner (Fig. 39) im Endosperm aufzufinden; nach weiteren 8—14 Tagen war dann meist die Mehrzahl der Zellen vollkommen entleert, und in dem zur Ableitung dienenden Wasser konnte eine Kupferoxyd reduzierende Zuckerart nachgewiesen werden.

Ob diese freilich an Menge der verschwundenen Stärke einigermaßen entsprach, wäre zur richtigen Beurteilung des Erfolges von Wichtigkeit, da auch durch Atmung Stärke verschwindet. Ferner fällt es auf, daß eine vollkommene Entleerung des gesamten Stärkevorrates bei Puriewitschs Versuchen offenbar viel mehr Zeit in Anspruch nahm, als bei einer normalen Keimung. Das ist begreiflich, denn bei der normalen Keimung spielt der Embryo nicht nur als zuckeraufnehmendes Organ eine Rolle, sondern er beteiligt sich auch aktiv an der Stärkelösung [59]). Er scheidet nämlich aus dem Scutellum Diastase aus, die in das Endosperm eindringt. Im Endosperm selbst wird die Lösung vor allem durch die Diastase der Aleuronzellen gefördert, und diese ist tatsächlich wirkungsvoller als die des Scutellums. Auch sie wird fortwährend neugebildet und in die Stärkezellen sezerniert, solange die Aleuronzellen in ihren Lebensäußerungen nicht gestört sind; schon Zusatz von Chloroform hemmt die Diastaseausscheidung aus den Aleuronzellen wie aus dem Scutellum. Auch die Stärkezellen des inneren Endosperms enthalten Diastase, und diese nimmt während der Keimung an Menge zu, allein es scheint doch, daß diese Zellen tot sind, denn Chloroformzusatz verändert bei ihnen die Diastaseproduktion gar nicht. Zudem ist die Diastase der Stärkezellen bei weitem nicht so kräftig, wie die Sekretionsdiastase des Scutellums und der Aleuronzellen. So kommt es, daß isolierte und von der Aleuronschicht befreite Endosperme keine Selbstentleerung zeigen [60]).

Fig. 39. Stärkekörner aus keimender Gerste. *1—4* aufeinanderfolgende Stadien der Auflösung. Aus „Lehrbuch d. Botanik f. Hochschulen".

Wie bemerkt, fand sich in der Kulturflüssigkeit der embryolosen Gramineenendosperme stets reduzierender Zucker vor; neben ihm aber trat in meist nicht unbeträchtlicher Menge auch noch Rohrzucker bzw. ein anderes, erst nach Behandlung mit heißer Säure reduzierendes Disaccharid auf. Das Auftreten dieses Zuckers bedarf noch weiterer Aufklärung. Einstweilen kann man vermuten, er sei als solcher schon im Samen vorhanden gewesen, was ja in der Tat nicht ganz un-

58) Hansteen 1894 Flora **79** 419. Puriewitsch 1897 Jahrb. wiss. Bot. **31** 1.
59) Stoward 1911 Ann. of Bot. **25** 799 u. 1147.
60) Vgl. auch Haberlandt 1918 Physiol. Pflanzenanatomie. 5. Aufl. S. 470. Ueber die Frage der Ausscheidung von Diastase durch Wurzeln vgl. 1920 Zeitschr. f. Bot. **12** 648.

wahrscheinlich ist, da SCHULZE[61]) Rohrzucker in Gramineenfrüchten gefunden hat[62]). Aber auch andere Beobachtungen PURIEWITSCHS zeigen, daß die Entleerung der Endosperme nicht ein einfacher Diffusionsprozeß ist. In Uebereinstimmung mit HANSTEEN konnte er feststellen, daß die Entleerung sich rascher vollzieht, wenn man große Wassermengen zur Aufnahme des Zuckers gibt. Die Erklärung scheint einfach: eine Diffusion kann nur stattfinden, solange die Außenflüssigkeit weniger konzentriert ist als die Zellenflüssigkeit; und weiter: wenn der in den Zellen gebildete Zucker nicht herausdiffundieren kann, hört die Hydrolyse der Stärke auf. So fand denn PURIEWITSCH die Stärkelösung im Endosperm stets viel geringer, wenn er statt Wasser 1—3-proz. Lösungen von Rohrzucker oder Dextrose verwendete. Obwohl nicht nachgewiesen ist, daß wirklich diese Zucker aus der Stärke gebildet werden, könnte man sie immerhin als die direkte Ursache des Aufhörens der Diffusion betrachten. Ganz anders wird aber die Sache, wenn PURIEWITSCH auch bei Verwendung von Glyzerin, Kalisalpeter und Kochsalz eine starke Hemmung der Stärkelösung eintreten sieht! Hier hört eine Erklärung einstweilen auf. Konnte man früher vermuten, daß die Plasmapermeabilität der Endospermzellen durch alle diese Stoffe verändert werde, so wird heute, da STOWARD wahrscheinlich gemacht hat, daß die Zellen tot sind, eine solche Annahme nicht mehr möglich sein.

Zellulose. Beim Studium der Stärkelösung in keimender Gerste sind BROWN und MORRIS[63]) auf die Tatsache gestoßen, daß auch die Zellwände des Endosperms während der Keimung gelöst werden. Es handelt sich in diesem Fall um dünne Zellwände, so daß der bei ihrer Lösung auftretende Zucker keine wesentliche Rolle für die Ernährung des Keimlings spielen kann. Vielleicht liegt die Bedeutung der Zellhautlösung hier darin, daß der Zellinhalt anderen Enzymen besser zugänglich wird. In anderen Samen dagegen sind die Wände der Endospermzellen auffallend verdickt, so bei Palmen, Rubiaceen, Umbelliferen, Leguminosen und Liliaceen, und da auch hier bei der Keimung eine Auflösung der Zellwand erfolgt, betrachtet man die Stoffe, aus denen sie besteht, mit um so größerem Recht als Reservestoffe, wenn andere Kohlehydrate nicht oder nur in verschwindender Menge vorkommen. — Die chemische Beschaffenheit der Zellwände ist noch immer mangelhaft bekannt. Es müssen, wenn wir hier von Holz und Kork ganz absehen, zwei Gruppen von Substanzen an ihrem Aufbau beteiligt sein: die „Pektine“ und die „Zellulosen“. Ueber die chemische Konstitution der ersteren ist schon früher einiges gesagt (S. 9 Anm. 17)[64]). Die Zellulosen im weiteren Sinn geben bei Behandlung mit Säuren auf hydrolytischem Weg verschiedenen Zuckerarten Ursprung: der Dextrose, Mannose, Galaktose, und mit E. SCHULZE

61) SCHULZE 1899 Zeitschr. f. physiol. Chemie **27** 267.

62) Nach BOYSEN-JENSEN (1915 Jahrb. f. wiss. Bot. **56** 431) kommt in den ruhenden Samen der Erbse Rohrzucker vor und verschwindet während der ersten Keimungsstadien zum Teil, um sich später in den Kotyledonen auf Kosten der Stärke wieder in erhöhtem Maße zu bilden. Wieweit der Wassergehalt bei diesen Umsetzungen maßgebend ist, dürfte noch zu untersuchen sein (vgl. S. 196).

63) BROWN u. MORRIS 1890 Journal Chem. Soc. Trans. **57** 458.

64) Ueber ein Pektin spaltendes Enzym in gekeimter Gerste: EULER l. c. 2_1 80, da auch Literatur über die Pektase, die Fruchtsäfte koaguliert. — Ueber „Amyloid“ in Zellwänden s. ZIEGENSPECK 1920 Ber. Bot. Ges. **38** 328. — Ueber das Chitin der Pilzzellwände: S. 9 Anm. 18 u. N. IWANOFF 1923 Biochem. Zeitschr. **137** 320.

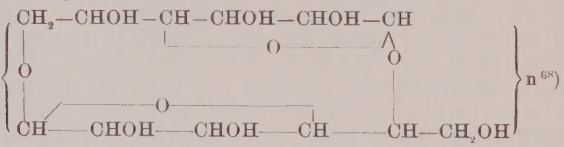
betrachtet man sie als Anhydride dieser Hexosen, zum Teil auch gewisser Pentosen (Arabinose und Xylose)[65].

Was nun zuerst die Zellulose s. str., die sog. Gerüstzellulose angeht, so wird sie nicht durch verdünnte, sondern nur durch konzentrierte Säuren verzuckert, auch durch Enzyme höherer Pflanzen nicht gelöst und, einmal gebildet, nicht wieder in den Stoffwechsel dieser zurückbezogen, während (Kap. 14 u. 17) viele Pilze und Bakterien die Zellulose höherer Pflanzen nach deren Tod in umfangreichstem Maße abbauen.

Bei Hydrolyse liefert die Zellulose zunächst das Disaccharid Zellobiose[66], das seinerseits in Glukose zerlegt wird[67]. Andere Zucker stecken im Zellulosemolekül nicht darin.

Während man vielfach das Zellulosemolekül für ein sehr großes Kettenmolekül aus vielen glukosidisch miteinander verbundenen Zuckermolekülen hält, vertritt KARRER[12] eine seiner Auffassung vom Bau der Stärke ganz analoge Anschauung vom Bau der Zellulose: Sie soll bestehen aus niedrigen Polymeren des Anhydrozuckers Zellosan, d. i. Zellobioseanhydrid, das also dem Maltoseanhydrid im Stärkemolekül entspricht. Polymere Zellosanmoleküle sollen dann ihrerseits zu kristallinischen Komplexen zusammentreten, wobei die Kristallvalenzen so stark sind, daß sie nahe an die, die Polymerisierung des Zellosanmoleküls bedingenden Valenzkräfte heranreichen. — Die durch vielfältige neuere Erfahrung bestätigte Annahme, daß die Zellulosefaser wie die Stärke aus kleinen Kristallen aufgebaut sei, geht auf NÄGELI zurück.

Wir verweisen im übrigen auf das folgende, KARRER entlehnte Formelbild des polymeren Zellosanmoleküls. n ist, wie gesagt, nach KARRER eine sehr kleine Zahl, vielleicht sogar nur = 2!



[68]

Im Samen speziell finden wir Zellulosen als Reservestoffe deponiert, die im Gegensatz zur Gerüstzellulose Mannose und Galaktose, auch Pentosen, aber wenig Dextrose bei der Säurebehandlung geben, und die schon durch verdünnte Säuren in diese Zucker übergeführt werden. SCHULZE nennt sie Hemizellulosen im Gegensatz zu den echten Zellulosen.

Vielleicht gelingt es später, die **Hemizellulosen** nach ihrem Verhalten zu Enzymen zu charakterisieren. Das wäre nicht nur biologisch wichtig, sondern verspräche auch genauere Auskünfte über ihre chemische Natur. Daß tatsächlich die Hemizellulosen in den Samen durch Enzyme aufgelöst werden, steht fest, wenn wir auch nicht viel über diese wissen. BROWN und MORRIS[63] haben aus keimender

65) SCHULZE 1890/92 Zeitschr. f. physiol. Chemie **14** 227; **16** 387; 1909 Zeitschr. f. physiol. Chemie **61** 279; vgl. auch SALKOWSKI 1921 ebenda **114** 31; H. PRINGSHEIM 1912 ebenda **80** 376 u. 1922 **123** 205.

66) Auch beim Zelluloseabbau durch Bakterien ist Zellobiose nachweisbar; PRINGSHEIM 1912 Zeitschr. f. physiol. Chemie **78** 261. Siehe Kap. 17.

67) Das Enzym Zellobiase ist in Getreidekörnern, sodann bei Pilzen und Bakterien nachgewiesen.

68) Wenn die in der Formel rechts senkrecht gezeichnete Bindung unter Wasseraufnahme zerrissen wird, so entsteht aus dem Zellosan Zellobiose. Wird aber die links gezeichnete Bindung zertrümmert, so bildet sich Maltose, welches beim Stärkeabbau auftretende Disaccharid somit, wenigstens theoretisch, auch bei der Zellulosehydrolyse entstehen kann. Wenn Zellulose nicht quantitativ in Zellobiose übergeht, so liegt das nach KARRER daran, daß ein Teil zu Maltose wird, die allerdings alsbald weiter zerfallen und sich dann dem Nachweis entziehen kann. (Kritik der KARRERschen Anschauung bei PRINGSHEIM 1922 Zeitschr. f. ang. Chem. **35** 345.)

Gerste, NEWCOMBE[69]) aus Lupinenkotyledonen und aus dem Endosperm sowie den Kotyledonen von Phoenix durch das gleiche Verfahren, wie man es zur Gewinnung der Diastase anwendet, ein Enzym in Lösung bekommen, das in kurzer Zeit die Zellwände des Gerstenendosperms, viel langsamer die Reservezellulose der Lupine, angreift. Nachdem früher diese zellwandlösende Wirkung der Diastase zugeschrieben worden war, die tatsächlich in diesen Extrakten nie fehlt, konnte NEWCOMBE nachweisen, daß sie einem spezifischen Enzym, einer Cytase (Hemizellulase), zukommt. Zwar gelang es nicht, diese von der Diastase zu trennen, aber NEWCOMBES Schluß scheint doch gerechtfertigt, weil das amylolytische und das cytolytische Vermögen der Extrakte nicht proportional sind: so zeichnet sich das Extrakt von Lupinus und Phoenix durch starke Wirkung auf Zellulose und geringe auf Stärke aus, während sich das Malzextrakt umgekehrt verhält.

Die Cytasen treten anscheinend überall auf, wo Hemizellulosen gelöst werden müssen[70]). Sie werden bei der Gerste wie die Diastase vom Embryo und der Aleuronschicht geliefert; dementsprechend findet in Samen, denen diese Teile fehlen, keine Lösung der Hemizellulose statt[71]). Auch das Endosperm der Dattel kann sich ohne den Embryo nicht entleeren[72]). Vielfach ist freilich die Menge der Cytase eine geringe, und damit dürfte die langsame Lösung z. B. der Palmenendosperme zusammenhängen. Wenn die Produkte der Hydrolyse, Mannose und Galaktose in der Pflanze gewöhnlich nicht gefunden werden, so liegt das wahrscheinlich daran, daß sie rasch verbraucht, umgewandelt werden.

Fett. Neben Stärke und Zellulosen kommt fettes Oel in Samen vor: Fette Oele sind durchaus nicht auf die Samen beschränkt, sie finden sich viemehr in allen Zellen, und es ist zweifelhaft, ob überhaupt ein gänzlich fettfreies Protoplasma existiert. Die in den Samen vorkommenden Fette sind aber zweifellos Reservestoffe, und bei manchen Samen bilden die Fette die Hauptmasse der Reservestoffe. Wir müssen also die Fette an dieser Stelle behandeln, wenn wir auch auf ihre Entstehung noch nicht eingehen.

Die Fette sind bekanntlich Glyzerinester verschiedener Fettsäuren, die zu drei Gruppen gehören; die einen haben die Zusammensetzung $C_nH_{2n}O_2$, andere $C_nH_{2n-2}O_2$ oder $C_nH_{2n-4}O_2$. Aus der ersten Gruppe ist wichtig: die Laurinsäure ($C_{12}H_{24}O_2$), Myristinsäure ($C_{14}H_{28}O_2$), Palmitinsäure ($C_{16}H_{32}O_2$), Stearinsäure ($C_{18}H_{36}O_2$) und die Arachinsäure ($C_{20}H_{40}O_2$), aus der zweiten Gruppe die Hypogäasäure ($C_{16}H_{30}O_2$), die Oelsäure ($C_{18}H_{34}O_2$) und die Brassica(Eruca)säure ($C_{22}H_{42}O_2$), aus der letzten Gruppe endlich die Leinölsäure ($C_{16}H_{28}O_2$). Die Glyzerinester dieser Fettsäuren werden kurz als Palmitin, Stearin, Olein etc. bezeichnet; sie sind unter Wasseraustritt aus Glyzerin und Fettsäure entstanden zu denken, können also umgekehrt unter Wasseraufnahme (Hydrolyse) wieder in Glyzerin und Fettsäure zerfallen, z. B.:

$$\underset{\text{Palmitin}}{C_3H_5(C_{16}H_{31}O_2)_3} + 3\,H_2O = \underset{\text{Glyzerin}}{C_3H_5(OH)_3} + 3\,\underset{\text{Palmitinsäure}}{C_{16}H_{32}O_2}$$

69) NEWCOMBE 1899 Ann. of Bot. **13** 49. Vgl. auch GREEN 1893 Ann. of Bot. **7** 93.
70) HÉRISSEY 1903 Rev. gén. bot. **15** 345.
71) STOWARD 1911 Ann. of Bot. **25** 799 u. 1147.
72) POND 1906 Ann. of Bot. **20** 61.

Lipase. Eine solche Spaltung findet nun in der Tat bei der Keimung statt. Nach R. H. SCHMIDT [73]) ist der Gehalt des Fettes keimender Samen an freier Säure ein nicht unbeträchtlicher, er schwankt zwischen 10 und 30 Proz., und es kann keinem Zweifel unterliegen, daß ein Enzym (Lipase) seine Entstehung bewirkt. GREEN [74]) extrahierte ein solches aus keimenden Ricinussamen und konnte mit ihm auch außerhalb der Pflanze eine Spaltung von Ricinusöl in Glyzerin und freie Fettsäure erzielen. In keimenden Samen dagegen konnte Glyzerin bisher nicht nachgewiesen werden, offenbar, weil es rasch verbraucht wird und leicht von Zelle zu Zelle wandert Für die Fettsäure schien ein Wandern von Zelle zu Zelle ausgeschlossen; man nahm an, eine wasserdurchtränkte Zellmembran mache einer wasserunlöslichen Verbindung den Durchtritt unmöglich. Nach R. H. SCHMIDT gilt dies in der Tat für künstliche Zellulosehäute vollkommen, dagegen nicht für die Wand lebender Zellen, die nachweisbar Fette in nennenswerter Menge durchläßt, besonders wenn sie einen gewissen Gehalt an freier Säure haben. Man vermutet, daß ein in der Zellwand befindlicher Körper zunächst mit der freien Fettsäure eine Seife bilde, daß diese Seife die Zellmembran durchtränke und dadurch dem Fett den Durchgang gestatte. Besonders gut wird sich der Durchtritt dann vollziehen, wenn das Oel in feinste Tröpfchen zerteilt (emulgiert) ist, und bekanntlich haben die Fettsäuren eine emulgierende Wirkung.

Ricinusendosperme zeigen so wenig wie andere fetthaltige Reservestoffbehälter, z. B. die Endosperme von Pinus oder die Kotyledonen von Helianthus, eine Selbstentleerung, wenn sie unter ähnliche Bedingungen gebracht werden wie Getreideendosperme. Das Ricinusenzym ist im ruhenden Samen inaktiv, als „Zymogen" vorhanden, und wird erst bei der Keimung durch den Embryo unter dem Einfluß von Säuren aktiviert [75]). Es scheint nur in saurer Lösung zu reagieren (Optimum $p_H = 3$). Daß es auch synthetische Wirkung entfalten kann, wird noch zu zeigen sein [76]).

Außer bei Ricinus ist ein fettspaltendes Enzym noch bei anderen Samen, z. B. Raps, Mohn, Hanf u. a. durch SIGMUND [77]) konstatiert worden. Wenig Bescheid wissen wir über einen Vorgang, der durch mikroskopische Studien außer allen Zweifel gestellt, aber rein chemisch noch unklar ist: die Tatsache, daß die Fette in Zucker übergeführt

73) R. H. SCHMIDT 1891 Flora **74** 300. Vgl. dazu SPIECKERMANN 1912 Zeitschr. f. Unters. d. Nahrungs- u. Genußmittel **23** 305. Ueber Pilzlipase: FLIEG 1922 Jahrb. wiss. Bot. **61** 24; SCHENKER 1923 Cbl. Bakt. II 57.

74) GREEN 1890 Proc. Roy. Soc. **48** 370.

75) Ueber die Frage der Lipaseaktivierung und des Adsorptionsverhaltens der Lipase vgl. WILLSTÄTTER 1922 Ber. Chem. Ges. **55** 3609. Dieser Forscher schreibt, gestützt auf unveröffentlichte Untersuchungen: „Die Lipase der Ricinussamen unterliegt während der Keimung einer eigentümlichen Veränderung, die man auch künstlich durch Pepsin (S. 274) erzielen kann, und erst nach solcher Veränderung ist sie imstande, auch bei neutraler Reaktion Glyzeride zu spalten. Sie ist im Samen durch Adsorption an einen unlöslichen Träger aus der Proteingruppe verankert, und wird durch beginnende Hydrolyse desselben bei der Keimung in ihrem ganzen Verhalten beeinflußt, oder die Proteinsubstanz ist kolloider Träger der aktiven Gruppe als ein Bestandteil des Lipasemoleküls selbst."

76) SPIEGEL 1922 Zeitschr. f. physiol. Chemie **120** 103; 1923 **127** 208.

77) SIGMUND 1890/92 zit. nach GREEN 1901. Die Enzyme. Deutsch von WINDISCH. Berlin. Viele weitere Literatur bei EULER Anm. 1.

werden[78]). Die Menge des in keimenden ölhaltigen Samen auftretenden Zuckers macht es unmöglich, daß etwa nur das Glyzerin diese Veränderung erfährt; es müssen offenbar auch die Fettsäuren zu Kohlehydraten werden (Kap. 13).

Aleuron. Neben stickstofffreien finden sich stets auch stickstoffhaltige Reservestoffe in den Samen in Form von Eiweiß deponiert. Das Verhältnis zwischen stickstoffhaltigen und stickstofffreien Substanzen ist aber ein höchst verschiedenes; während im allgemeinen die stickstofffreien prävalieren, zeichnen sich manche Pflanzen, vor allem die Leguminosen, durch sehr hohen Gehalt an stickstoffhaltigen Reservestoffen aus. Ein Blick auf die folgende, aus KÖNIG[79]) entnommene Tabelle zeigt die wichtigsten Verschiedenheiten.

Samen	Stickstoffgehalt in Proz. des Trockengewichts
Reis (ungeschält)	6,49
Weizen	14,30
Schminkbohne	26,94
Linse	29,32

Im Endosperm bzw. in den Kotyledonen findet sich nun das Eiweiß, sofern es Reservestoff ist, in einer morphologisch bestimmten Form, nämlich als Aleuron. Die Aleuronkörner entstehen dadurch, daß die vom Protoplasma der speichernden Zellen eingeschlossenen Vakuolen immer reicher an Eiweiß und ärmer an Wasser werden und schließlich zu festen Körnern eintrocknen. Meist geht dem Wasserverlust eine Trennung der verschiedenen Substanzen voraus, die in der Vakuole vorhanden sind: gewisse Eiweißkörper fallen in Form von Kristallen aus, andere kompliziertere Körper bilden kugelige Ausscheidungen, und beide werden dann von der zuletzt erstarrenden Grundmasse eingehüllt; die betreffenden Einschlüsse der Aleuronkörner sind unter dem Namen Kristalloide und Globoide bekannt. In chemischer Hinsicht liegen über diese Körper ausgezeichnete Untersuchungen vor[80]).

OSBORNE hat eine große Anzahl von Globulinen in den Kristalloiden verschiedener Aleuronkörner nachgewiesen und mit besonderen Namen belegt; ja sogar das einzelne Kristalloid ist aus mehreren Globulinen aufgebaut. Die Differenzen zwischen denselben haben indes zurzeit noch kein Interesse für die Physiologie und können deshalb hier übergangen werden. — Die Globoide gelten als Mg- und Ca-Salze des Phytins (S. 251). Die Grundmasse schließlich der Aleuronkörner besteht ebenfalls aus Proteinen, denen vielleicht noch Albumosen beigemengt sind — jedenfalls ist sie wasserlöslich.

Proteasen. Bei der Keimung der Samen müssen die Reserveeiweißstoffe in eine Form gebracht werden, in der sie von Zelle zu

78) SACHS 1859 Bot. Ztg. **17** 177. S. IVANOW 1912 Jahrb. wiss. Bot. **50** 375. Ueber Umwandlung von Fett in Inulin bei der Keimung von Zichorienfrüchten s. GRAFE u. VOUK 1912 Biochem. Zeitschr. **43** 424; 1912 **47** 320.

79) KÖNIG 1882 Chemische Zusammensetzung der menschlichen Nahrungsmittel. Berlin. Siehe auch 1903–1918, 4. Aufl.

80) WEYL 1877 Zeitschr. f. physiol. Chemie **1** 72. SCHMIEDEBERG 1877 Zeitschr. f. physiol. Chemie **1** 105. GRÜBLER 1881 Journ. f. prakt. Chemie **131** 97, und dann namentlich auch die Untersuchungen von CHITTENDEN, OSBORNE und ihren Schülern (zusammengestellt von GRIESSMAYER 1897 Die Proteide der Getreidearten. Heidelberg). TSCHIRCH hat (1900 Ber. Pharm. Ges. **10** 214) die Resultate dieser amerikanischen Forscher mikrochemisch kontrolliert.

Zelle wandern, diosmieren können. Mit einer einfachen Lösung ohne chemische Veränderung scheint dieses Ziel im allgemeinen nicht erreicht zu sein; das große Molekül muß zerspalten werden, und das besorgen, die proteolytischen Enzyme (Proteasen). Eingehender als von botanischer Seite hat man sich von tierphysiologischer Seite mit diesen Enzymen beschäftigt. Mindestens drei Typen von Proteasen werden hier unterschieden, die sich einerseits durch die Bedingungen unterscheiden, unter denen sie wirken, andererseits durch die Reaktionsprodukte, zu denen sie führen. Zum ersten Typus gehören die Pepsine; sie funktionieren nur in saurer Lösung (Optimum 0,01 n HCl), zerspalten das Eiweiß nur wenig tief bis zu Albumosen und Peptonen und machen es diffusionsfähig.

Das zweite Enzym, richtiger Enzymgemisch, das Trypsin, kommt in der Bauchspeicheldrüse vor. Es wirkt am besten in schwach alkalischer Reaktion und führt zu weitgehender Zerspaltung des Eiweißmoleküls; es enthält Tryptase[81]) (Optimum $p_H = 6—8$), die bis zu Polypeptiden spaltet und Peptidase (Optimum $p_H = 7{,}4$) (Erepsin), die die Bindung $C\diagdown\!\!\diagup^{O}_{NH}$ lösen kann und so die zunächst auftretenden Albumosen und Peptone in Aminosäuren überführt[82]).

Nach den Untersuchungen von Vines[83]) kommen in der Pflanze offenbar ähnliche Enzyme vor. Ein Pepsin scheint freilich nur bei den Insektivoren aufzutreten (vgl. Kap. 14), dagegen in den Samen zu fehlen. Das Eiweiß der Samen aber wird zunächst durch Vines „Endopeptase" in Peptone übergeführt. Dieses Enzym entspricht der Tryptase, kann durch wässerige Mineralsalzlösungen den Geweben entzogen werden und übt seine Funktion am besten in neutraler oder ganz schwach alkalischer oder saurer Reaktion aus; jede stärkere Säure stört die Wirkung. Die Peptone werden dann durch Ereptase zu Aminosäuren abgebaut und diese Hydrolyse scheint am besten in saurer Lösung sich zu vollziehen[84]).

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß der Eiweißabbau in keimenden Samen ganz allgemein solchen proteolytischen Enzymen anvertraut ist. Wenn in manchen Samen bisher proteolytische Enzyme nicht nachgewiesen werden konnten, so kann man daraus allein nicht den Schluß ziehen, daß sie fehlen. Da aber aus den sich selbsttätig entleerenden Keimlingen[85]) in einzelnen Fällen nur Pepton und Eiweiß austreten, muß man annehmen, daß gar nicht immer eine Hydrolyse des Proteins bei der Keimung nötig ist, daß auch Eiweiß als solches durch Protoplasma und Zellmembran dringen kann, eine Möglichkeit, mit der man im allgemeinen weniger rechnet, die

81) Ist im Pankreasfistelsaft als unwirksames Zymogen vorhanden, das durch Kinase oder durch Salze (Ca-Salze) aktiviert werden muß.

82) Ueber Proteasen: Oppenheimer 1923 Biochem. Zeitschr. **136** 140. Ringer 1921 Zeitschr. f. physiol. Chemie **116** 96. Ehrenberg 1922 Biochem. Zeitschr. **128** 431.

83) Vines 1905 Ann. of Bot. **19** 171; 1906 Ann. of Bot. **20** 113; 1909 Ann. of Bot. **23** 1; 1910 Ann. of Bot. **24** 213. Ueber Hefeprotease: Dernby 1917 Biochem. Zeitschr. **81** 107.

84) Ueber enzymatische Spaltung von Dipeptiden durch verschiedene Pflanzenteile: S. Ivanow 1912 Beih. Bot. Cbl. I **29** 144.

85) Puriewitsch 1897 Jahrb. wiss. Bot. **31** 1.

aber besonders im Hinblick auf die Fähigkeit der Fette, diese Wände zu durchwandern, nicht für unwahrscheinlich gelten kann.

Daß auch die Aminosäuren nicht den Abschluß der Eiweißhydrolyse bilden, sondern daß sie in mehr oder minder umfangreichem Maß unter Ammoniakabspaltung weiter zerfallen, ist schon S. 248 erwähnt. So zerfällt Tyrosin fermentativ in CO_2, NH_3 und Oxyphenylacetaldehyd; letzterer wird dann weiter unter Bildung brauner Pigmente oxydiert. Tyrosinase[86]) ist also ein Gemisch von einer Aminoacidoxydase und einer Phenolase, die den Aldehyd oxydiert (s. Kap. 16).

Im übrigen kann jede Aminosäure durch „einfache Desaminierung" — Ersatz von NH_2 durch OH — abgebaut werden, z. B. Alanin zu Milchsäure, oder aber durch „oxydative Desaminierung", z. B. Alanin zu Oxyalanin, das dann in Brenztraubensäure und Ammoniak zerlegt wird. (Ueber Abbau durch Hefen s. Kap. 16.) Wenn dann die Brenztraubensäure durch die Wirkung der Karboxylase in Acetaldehyd und Kohlensäure zerfällt, so sind wir damit schon aus dem Rahmen des Abbaues N-haltiger Stoffe herausgekommen. Acetaldehyd kann weiter zu Essigsäure oxydiert (dehydriert) werden und diese dann weiter abgebaut werden.

Von anderen beim Eiweißabbau tätigen Enzymen seien genannt: Proteasen, welche aus Nukleoproteiden Nukleinsäure abspalten; Nukleinacidasen, die aus Nukleinsäure Phosphorsäure, Zucker, Pyrimidine und Purine bilden. — Arginase löst die Imidbindung des Arginins und führt es in Ornithin und Harnstoff[87]) über. Harnstoff endlich wird durch die bei Pflanzen weit verbreitete Urease[88]) in Kohlensäure und Ammoniak verseift.

Nach dem früher (S. 251) Gesagten müssen auch Schwefel- und Phosphorverbindungen durch die Proteolyse bei der Samenkeimung frei werden. Die primären S-haltigen Produkte, wie Cystin, Cystein, sind bisher jedoch in der Pflanze noch nicht gefunden worden. Statt ihrer treten Sulfate auf, deren Entstehungsweise noch unaufgeklärt ist. (Ueber „Sulfatase" bei Pilzen vgl. Kap. 14.) Die Herkunft der bei der Keimung auftretenden Phosphorsäure[89]) ist auch noch nicht völlig aufgeklärt. Mehrere Eiweißkörper und Proteide können an ihr beteiligt sein, vielleicht auch die Lecithine. Nach neueren Anschauungen sind aber die Lecithine ebenso wie die Cholesterine Baustoffe des Protoplasmas, keine Reservestoffe; dementsprechend findet kein Zerfall derselben bei der Keimung statt. Eine Hauptquelle des Phosphors bildet endlich das Phytin, das einen wesentlichen Anteil am Aufbau der Aleuronkörner zu nehmen scheint[90]). Uebrigens enthalten die Aleuronkörner vielleicht auch andere für die Pflanze wichtige Aschenbestandteile[91]), zumeist in organischer Bindung; bei der Keimung werden sie als anorganische Salze frei.

13. Kapitel.

Die Verwendung der Assimilate II.

Andere Reservestoffbehälter. — Wanderung und Verwandlung der gelösten Reservestoffe. Reservestoffe sind nicht auf die Speichergewebe der Samen beschränkt, sondern sie finden sich überall da, wo einzelne Zellen oder Gewebe von eigener Assimilations-

86) Bach 1916 Fermentforsch. **1** 151. Haehn 1920 Biochem. Zeitschr. **105** 169.

87) Ueber Vorkommen von Harnstoff in Pflanzen: Fosse 1916 Ann. d. chim. (nicht gesehen).

88) Von Takeuchi (1909) in Sojabohnen entdeckt. Seitdem in vielen anderen Samen, auch Blättern, weniger in Stengeln und Wurzeln nachgewiesen. Kiesel u. Mitarbeiter 1922 Zeitschr. f. physiol. Chemie **118** 247. Wester 1921 Biochem. Zeitschr. **122** 188; 1922 **128** 279. Lövgren 1921 ebenda **119** 215; 1923 **137** 206.

89) L. Iwanow 1902 Ber. Bot. Ges. **20** 366 (vgl. 1904 Bot. Cbl. **95** 295). N. Iwanoff 1921 Biochem. Zeitschr. **120** 1.

90) S. 251 u. 273; vgl. auch Posternak 1903 Compt. rend. **137** 202.

91) Neben Ca, Mg, die schon genannt wurden, führt Posternak (1905 Compt. rend. **140** 322) noch K, Fe, Mn, Si an.

tätigkeit unabhängig gemacht werden sollen. Am nächsten schließen sich an die Samen andere, der Fortpflanzung und Vermehrung dienende Organe an, also alle die zahllosen Gebilde, die als Sporen und Brutknospen bezeichnet werden; auch die Pollenkörner [1]) der Blütenpflanzen müssen ihnen angereiht werden. Die Bedeutung der Reservestoffe liegt in allen diesen Fällen darin, daß sie ein neues Individuum so lange in seiner Entwicklung unterstützen, bis es selbständig geworden ist und weiterhin von seiner eigenen Assimilationstätigkeit leben kann, oder bis es seine Funktion erfüllt hat (Pollen). In anderen Fällen handelt es sich darum, einem einzelnen Individuum, das eine Ruhezeit durchmacht und während derselben sich aller überflüssigen Teile entledigt, nach der Ruhe die Neubildung der Vegetationsorgane zu ermöglichen. Das trifft ebenso für unsere Stauden zu, die im Winter ihre gesamten oberirdischen Teile einbüßen, wie für die Bäume, die — wenigstens vielfach — in der kalten oder trockenen Jahreszeit die Blätter verlieren. Außerdem entstehen Reservestoffe auch in den Assimilationsorganen selbst, wenn die Bildung von Assimilaten deren Ableitung übertrifft. Ueberall aber muß der Verwendung der Reservestoffe eine Verwandlung, eine Mobilisierung, vorausgehen. Diese haben wir jetzt zu besprechen, doch können wir uns, da es sich prinzipiell um die gleichen Erscheinungen wie bei den Samen handelt, kurz fassen.

Reservestoffe der Stauden. Die Reservestoffbehälter unserer Stauden sind der Ansammlung von Reservestoffen meist in der Weise angepaßt, daß sie im Innern viel großzelliges Parenchym (Speichergewebe) besitzen und dementsprechend vielfach auch äußerlich stark verdickt erscheinen. Das Speichergewebe kann in der Wurzel, im hypokotylen Glied, im Stengel oder in den Blättern zur Ausbildung gelangen, und danach unterscheidet man die am häufigsten wiederkehrenden Formen als Wurzelknollen, Stengelknollen und Zwiebeln. Neben dem Speichergewebe finden sich an diesen Organen noch eine oder mehrere Knospen, die im nächsten Jahre zu Sprossen auswachsen. Die Reservestoffe selbst sind im wesentlichen die gleichen wie in den Samen, also neben den Aschenbestandteilen stickstoffhaltige und stickstofffreie organische Substanzen. Nur in einem Punkt scheinen die Samen von den unterirdischen Speicherorganen zu differieren: sie trocknen bei der Reife zumeist so aus, daß die erste Bedingung der Keimung Wasseraufnahme ist. Die unterirdischen Speicherorgane dagegen behalten fast immer einen ansehnlichen Wassergehalt und würden beim Versuch einer so weitgehenden Austrocknung, wie sie bei Samen die Regel ist, wohl zumeist zugrunde gehen. Bekannt ist, wie infolge ihres Wassergehaltes Kartoffelknollen, wenn sie in nicht zu trockener Luft sich befinden, ohne Wasseraufnahme Triebe entwickeln können, und von einigen Zwiebeln und Knollen ist sogar eine Entfaltung von Blüten ohne Wasseraufnahme beobachtet worden. Für Veltheimia capensis hat das schon Medicus [2]) angegeben, für Oxalis lasiandra berichtet es Hildebrand [2]), und Sauromatum guttatum [3]) kam lange als Kuriosität in den Handel, weil es auf dem Ofen ohne Wasser den Blütenstand austreibt. Man kann in diesen

1) Kiesel 1922 Zeitschr. f. physiol. Chemie **120** 85.
2) Hildebrand 1884 Lebensverhältnisse der Oxalisarten. Jena. Medicus 1803 Pflanzenphysiologische Abhandl. **2** 140.
3) Genau 1901 Oesterr. Bot. Zeitschr. **51** 321.

Fällen auch sagen: in manchen unterirdischen Speichergeweben findet sich auch Wasser als Reservestoff.

Unter den **stickstofffreien Reservestoffen** nennen wir wieder in erster Linie die Kohlehydrate, die viel mehr als in den Samen überwiegen. Dagegen findet sich das dort so häufige Fett in den unterirdischen Speicherorganen nur selten (Cyperus esculentus). Als Vertreter der Kohlehydrate tritt sehr häufig die Stärke auf, doch finden sich neben ihr, oder ausschließlich, auch noch andere Körper, die wir bei den Samen nicht genannt haben, weil sie dort entweder überhaupt nicht vorkommen, oder doch keine wichtige Rolle spielen. Das sind einmal Schleime, andererseits Zuckerarten. Schleim als Reservestoff findet sich z. B. reichlich in den Knollen der Orchideen und im Rhizom von Symphytum [4]); er ist den Mannanen und Galaktanen der Samen an die Seite zu stellen, besteht also aus Hemizellulosen, die in Mannose und Galaktose übergeführt werden können, die aber einen viel stärkeren Wassergehalt haben als die entsprechenden Stoffe im Samen [5]). Von Zuckerarten tritt gelegentlich Glukose als Reservestoff auf, so in der Küchenzwiebel. Sie ist ohne weiteres zu anderen Zwecken in der Pflanze verwendbar. Da aber bei ihrer Magazinierung notwendigerweise ein hoher osmotischer Druck entstehen muß, so begreift man, daß die Pflanze meist mehrere Moleküle Glukose unter Wasserabspaltung zu einem größeren Molekül vereinigt. So wird z. B. durch Umwandlung von Glukose in Rohrzucker der osmotische Wert rund auf die Hälfte reduziert, und noch mehr muß er abnehmen, wenn Körper wie das Inulin [6]) gebildet werden, das bei ähnlicher Zusammensetzung wie die Stärke doch im Zellsaft gelöst bleibt. Das Inulin tritt besonders in den Reservestoffbehältern der Kompositen, Campanulaceen etc. auf, aber auch bei einigen Liliaceen kommt ein ihm jedenfalls sehr nahestehender Körper vor. Der Rohrzucker dominiert unter den Reservestoffen der Zuckerrübe, wie auch des strenge genommen hier nicht zu nennenden Zuckerrohres. Rohrzucker und Inulin [6]) erfahren bei der Keimung eine Veränderung, obwohl man bei ihrer Wasserlöslichkeit an direkte Verwendung denken könnte. Die Veränderung besteht wieder in einer hydrolytischen Spaltung durch Enzyme. Das Enzym Invertin [Saccharase [7])] spaltet den Rohrzucker in gleiche Teile Dextrose und Lävulose, die Inulase führt das Inulin in Lävulose über [6]).

Unter den **stickstoffhaltigen Reservestoffen** der perennierenden Stauden fehlt das Eiweiß nicht, es tritt sogar gelegentlich in Form wohlausgebildeter Kristalle auf (z. B. in der Kartoffel); dagegen kommt es nie zur Bildung von Aleuronkörnern. Neben Eiweiß findet

4) Vgl. Frank 1866 Jahrb. wiss. Bot. **5** 161. Vgl. auch Stieger 1913 Zeitschr. f. physiol. Chemie **86** 270 (Hemizellulosen in Rhizomen).

5) Hérissey 1903 Rev. gén. bot. **15** 345.

6) Nach Karrer 1922 (Erg. d. Phys. **20** 461) liegen dem Inulin polymere Lävuloseanhydridmoleküle zugrunde, die den Inulinkristall aufbauen, also nicht wie der Stärke oder Zellulose Disaccharidmoleküle. Vgl. dazu H. Pringsheim 1921 Ber. Chem. Ges. **54** 1281, u. 1922 **55** 1409 u. 1414. Ueber Inulase aus Topinambur s. Green 1888 Ann. of Bot. **1** 223. Ueber den Inulinstoffwechsel der Cichorie: Grafe 1912 Biochem. Zeitschr **43** 424 u. **47** 320.

7) Willstätter u. Racke 1921 Ann. der Chemie **425** 1. Willstätter u. Kuhn 1921 Zeitschr. f. physiol. Chemie **115** 180, u. 1922/23 **125** 28. (Invertin spaltet auch das Trisaccharid Raffinose.) Ferner: Euler u. Mitarbeiter 1923 Ber. Chem. Ges. **56** 446 u. 453.

sich aber auch ein Gemisch von Aminosäuren[8]) von ähnlicher Zusammensetzung wie in Keimpflanzen. In der Mehrzahl der Fälle darf angenommen werden, daß diese Aminosäuren nicht etwa vorgebildetem Eiweiß entstammen, sondern als solche magaziniert wurden. In der Knolle einer bestimmten Kartoffelsorte fand Schulze[9]) 56 Proz. vom Gesamtstickstoff in den Aminosäuren und nur 44 Proz. im Eiweiß. Im Zuckerrohr soll nach Shorey[10]) auch die einfachste Aminosäure, das in Hefen und anderen niederen Pflanzen nachgewiesene Glykokoll auftreten.

Reservestoffe der Bäume. Ein Speichergewebe von sehr großer Ausdehnung besitzen die Bäume, denn alle parenchymatischen Zellen des Holzes und der Rinde (eventuell auch das Mark) in Wurzel und Stamm führen Reservestoffe. Eine Ausnahme machen bei vielen Bäumen die zentral gelegenen Elemente des Holzes, die allmählich in „Kernholz" übergehen und mit dem Verlust des Lebens auch aufhören, Reservestoffe zu magazinieren. Von stickstofffreien Substanzen ist hier wohl die Stärke am reichlichsten vorhanden und, da sie bequem nachzuweisen, auch häufig in ihrem Verhalten näher verfolgt worden. Ihre Ablagerung beginnt in unserer Heimat im Mai oder Juni; es füllen sich im allgemeinen zunächst die Zellen der Wurzeln, dann aufsteigend die des Stammes, der Aeste und endlich der Zweige mit ihr. Im Winter erfährt sie in toto oder partiell Veränderungen, auf die an anderer Stelle einzugehen ist; im Frühjahr aber, vor dem Austreiben, sind die gleichen Zustände wie im Herbst wiederhergestellt, und zur Mobilisierung der Stärke bedarf es demgemäß des Auftretens der Diastase. Außer Stärke finden sich auch Hemizellulosen recht häufig als Reservestoffe der Bäume[11]); sie treten in Gestalt von Wandverdickungen im Rinden- und Siebparenchym und manchmal auch in Holzfasern auf. Weniger genau sind wir über die stickstoffhaltigen Reserven der Bäume orientiert; im allgemeinen wird es sich um Eiweiß und Aminosäuren handeln. Eiweiß in Kristallform ist auch an bestimmten Stellen nachgewiesen, nämlich in den Knospenschuppen gewisser Bäume, die analog den Zwiebelschuppen die Rolle von Speicherorganen übernehmen und dann nicht nur Eiweiß, sondern auch N-freie Substanz, meist Reservezellulose, zu führen pflegen.

Reservestoffe der Laubblätter. Wenn wir als letzten Typus der Reservestoffbehälter noch das Laubblatt nennen, so kehren wir damit zu Bekanntem zurück. Wir haben die Synthese von Kohlehydraten in ihm besprochen und wahrscheinlich gemacht, daß das Eiweiß, nicht ausschließlich, aber doch in großer Menge in ihm formiert wird; andererseits ist hervorgehoben worden, daß eine Bildung von im Stoffwechsel weiterhin verwertbaren Fetten im Laubblatt kaum stattfinden dürfte. Die Assimilate können nun, solange das Blatt noch wächst, sofort verwertet werden, oder sie können so rasch abgeleitet werden, daß es nicht zu einer Ansammlung kommt. Für gewöhnlich aber werden die Assimilate oder, genauer gesagt, der Ueber-

8) Vgl. Schulze 1904 Versuchsstat. **59** 331.
9) Schulze 1882 Versuchsstat. **27** 357.
10) Shorey 1897 zit. nach 1902 Rev. gén. bot. **14** 283.
11) Leclerc 1904 Rev. gén. bot. **16** 341. Schellenberg 1905 Ber. Bot. Ges. **23** 36.

schuß derselben am Entstehungsort selbst zu Reservestoffen, die freilich nicht lange diese Rolle spielen, sondern meist schon in der auf ihre Bildung folgenden Nacht wieder mobilisiert werden und auswandern. Für die Stärke ist ja ausdrücklich auf solche periodische Entstehung und Lösung hingewiesen worden. Wenn wir jetzt diese Erscheinung nochmals ins Auge fassen, so haben wir naturgemäß nach dem inzwischen Erörterten manche neue Frage aufzuwerfen. Vor allem wird es sich darum handeln, festzustellen, ob auch im Blatt durch Enzyme die Mobilisierung der Reservestoffe besorgt wird.

Den Nachweis, daß Diastase (S. 259) im Blatt vorhanden ist, verdanken wir Brown und Morris [12]). Diese konstatierten zugleich, daß in verschiedenen Blättern höchst verschiedene Diastasemengen vorkommen. Sie bestimmten zu dem Zweck die Menge der Maltose, die mit dem Extrakt aus 10 g getrockneter und gepulverter Pflanzensubstanz in 48 Stunden aus löslicher Stärke hervorgeht. So fanden sie z. B. für Malz 634, für Pisumblätter 240, Lathyrusblätter 100, Tropaeolum 4—10, Hydrocharisblätter 0,3 g Maltose.

Im Vergleich zum Malz ist also der Diastasegehalt der Blätter im allgemeinen gering: trotzdem sind manche Blätter recht diastasereich. Es bestehen vielleicht Beziehungen zwischen dem Gehalt des Blattes an Stärke und an Diastase, denn die untersuchten Leguminosen, die an diastatischer Kraft dem Malz am nächsten kommen, sind auch besonders stärkereich. Andererseits sind nicht alle Zahlen als richtiges Maß für das diastatische Vermögen der betreffenden Blätter zu betrachten: das so besonders schwach wirkende Blatt von Hydrocharis dürfte seine Stellung am Ende der Reihe am meisten seinem großen Gerbstoffgehalt verdanken: Gerbstoff macht nämlich die Diastase durch Ausfällung unwirksam (S. 261). Auch konnte Sjöberg [13]) keine Beziehungen zwischen Diastasegehalt und Stärkegehalt der Bohnenblätter feststellen. Von äußeren Einflüssen, soweit sie nicht schon früher besprochen wurden, sei noch erwähnt, daß die Diastasewirkung nach einer Angabe von Green, die freilich von Emmerling [14]) nicht bestätigt wurde, durch das Licht gehemmt wird, so daß also nachts eine stärkere Verzuckerung stattfindet als am Tage. Auch die Beschleunigung, welche die Diastasetätigkeit durch Kohlensäure erfährt [15]), muß zu einer stärkeren Zuckerbildung bei Nacht führen, denn bei Nacht enthält ja das Blatt mehr Kohlensäure als am Tage. Inwieweit durch solche Einflüsse die Ueberlegungen betreffs der Menge der täglichen Assimilate wesentlich beeinflußt werden, läßt sich zurzeit nicht sagen.

Durch die Diastase wird im allgemeinen, wie wir gesehen haben, aus der Stärke Maltose gebildet, d. h. ein reduzierendes Disaccharid,

12) Brown u. Morris 1893 Journ. Chem. Soc. Trans. **57** 458. Genauere Literaturzusammenstellung und Angaben über Darstellung der Blattdiastase bei Palladin u. Popoff 1922 Biochem. Zeitschr. **128** 487. — Wenn Wortmann (1890 Bot. Ztg.) und nach ihm Vines (1891 Ann. of Bot.) nur im unfiltrierten Blattextrakt diastatische Kraft fanden, so liegt das nach Palladin daran, daß die Blattdiastase fast ausschließlich an das Protoplasma verankert, nicht frei im Blattgewebe vorliegt.

13) Ueber Diastase in Knospen, Blättern usw. der Bohne: Sjöberg 1922 Biochem. Zeitschr. **133** 218. Ueber Diastase in Pollen: Tischler 1917 Zeitschr. f. Bot. **9** 417.

14) Green 1897 Phil. Transactions B **188** 167. Emmerling 1901 Ber. Chem. Ges. **34** 3810. Pincussen 1922 Biochem. Zeitschr. **128** 268, u. 1923 **134** 454.

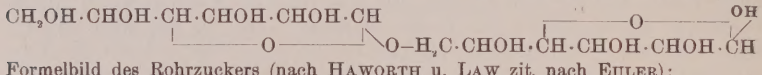
15) Mohr 1902 Cbl. Bakt. II 8 600.

das bei der Hydrolyse in 2 Moleküle Glukose zerfällt[16]). Wir erwähnten oben, daß der Zerfall der Stärke bis zu Glukose führen kann; da handelt es sich um eine der Diastase beigemischte Maltase. Eine solche ist für die Hefe auch ganz sichergestellt[17]). — Der Maltose steht der Rohrzucker[16]) nahe; er zerfällt durch Hydrolyse in 1 Molekül Dextrose und 1 Molekül Lävulose. Eine solche Spaltung ist auch in der Pflanze vielfach nachgewiesen. Zunächst ist auf das Austreiben der Rübenknolle hinzuweisen, wo zweifellos der Rohrzucker in Invertzucker verwandelt wird. Auch konnte das zu seiner Spaltung nötige Enzym Saccharase mit Sicherheit in verschiedenen Pflanzenorganen konstatiert werden[18]), so in der Zuckerrübe, den Blättern von Tropaeolum, in den Knospen von Bäumen, Gerstenkeimlingen, in Pollenkörnern; man kann also an einer weiten Verbreitung der Saccharase nicht zweifeln. Aber damit ist natürlich noch lange nicht gesagt, daß nicht anderwärts Rohrzucker auch direkt verwendet werden kann. Wir müssen also damit rechnen, daß eventuell außer Dextrose und Lävulose auch noch Saccharose und Maltose als wandernde Kohlehydrate auftreten[19]) — wenn wir von anderen, wie Galaktose und Mannose, von denen noch wenig bekannt ist, ganz absehen.

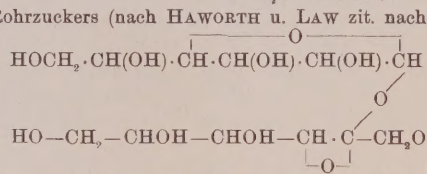
Das Vorkommen von Eiweißkörpern in den Laubblättern kann man, wie Molisch[20]) zeigte, sehr hübsch mittels der S. 239/40 genannten Farbreaktionen nachweisen, indem die vorher mit Alkohol entfärbten Blätter sich mit Millons Reagens rot, mit Salpetersäure gelb, mit den Biuretreagentien violett färben. Am auffallendsten dabei ist, daß die Hauptmasse des makroskopisch demonstrabeln Eiweißes in den grünen Chloroplasten darin steckt, was bald darauf Lakon[21]) durch vergleichende Untersuchung weißer und grüner Partien panachierter Blätter bestätigte. Auch Meyer[22]) kam zu denselben Ergebnissen; es sind also die Chloroplasten, die das am Licht (S. 244) gebildete

---

16) Formelbild der Maltose (nach Haworth u. Leitch zit. nach Euler):



Formelbild des Rohrzuckers (nach Haworth u. Law zit. nach Euler):



Im Maltosemolekül ist die eine Aldehydgruppe frei. Im Rohrzuckermolekül sind beide gebunden.

17) Ueber Vorkommen von Maltase bei Phanerogamen s. Euler zit. S. 252 Anm. 1, 2, 152. — Vgl. ferner Willstätters Arbeiten über Maltase: 1920 Zeitschr. f. physiol. Chemie **110** 232, **111** 157; 1921 **115** 199.

18) Vgl. Green 1901 Die Enzyme. Deutsch von Windisch. Berlin.

19) Nach Ruhland (1912 Jahrb. wiss. Bot. **50** 200) tritt aus der Rübenwurzel der Rohrzucker als solcher in die Stengel; seine hydrolytische Spaltung erfolgt erst in den Blättern und Blüten. Aus dem Laubblatt dagegen ergießt sich ein Strom von Invertzucker (dem freilich Rohrzucker beigemischt ist) in Stengel und Rübe; dort erst wird Rohrzucker gebildet. Zweifellos ist demnach auch Rohrzucker wohl imstande zu wandern.

20) 1916 Zeitschr. f. Bot. **8** 124.

21) 1916 Biochem. Zeitschr. **78** 154.

22) 1918 Flora **111/112** 85.

Eiweiß in den grünen Teilen der Pflanze speichern. Infolge von Eiweißspaltung kann man auch Aminosäuren in Blättern nachweisen, und in verdunkelten Pflanzenteilen hat man überall eine Anhäufung von Aminosäuren beobachtet[23]). Durch die Verdunkelung wird ihre Entstehung nicht beeinflußt, wohl aber wird — wegen Mangel an Kohlehydraten — die Rückbildung von Eiweiß aus ihnen verhindert, und so erklärt sich ihre Anhäufung. Auch auf indirektem Wege wird man zu der Annahme einer Eiweißspaltung geführt. Es ist nämlich bei einer Reihe von saftigen Pflanzenteilen das Vorkommen von proteolytischen Enzymen nachgewiesen, und diese dürften wohl das bei der Assimilation gebildete Eiweiß lösen. Gegenüber der ganz generellen Verbreitung der Diastase sind die Angaben über das Vorkommen von Proteasen in Laubblättern freilich noch spärlich. Ein Grund, an ihrer allgemeinen Verbreitung zu zweifeln, liegt indes nicht vor.

Mobilisierung der Reserven. Die genannten Reservestoffe werden nun zu bestimmten Zeiten „mobilisiert", d. h. aus einer unlöslichen oder nicht diffundierenden Form in eine lösliche und diffusible Form gebracht. Die Bedeutung dieser Veränderung liegt darin, daß jetzt diese Stoffe von Zelle zu Zelle wandern können, und solche Stoffwanderungen von den Ablagerungsstätten nach den Orten des Verbrauches sind in der Pflanze ungemein verbreitet. Für die Kohlehydrate des Laubblattes ist der Nachweis der Auswanderung leicht zu führen, und es ist schon mehrfach auf diesen Prozeß hingewiesen worden. Ein am Abend mit Stärke gefülltes Blatt ist am nächsten Morgen, nach einer warmen Nacht, stärkefrei, wenn es an der Pflanze geblieben ist, verändert aber nach dem Abschneiden seinen Gehalt an Kohlehydraten während der Nacht viel weniger[24]). Das beweist klar die Existenz einer nächtlichen Auswanderung der Kohlehydrate im normalen Laubblatt. Aber auch am Tage steht diese Auswanderung nicht still. Die Kohlehydratmenge, die durchschnittlich pro Stunde aus einem Bohnenblatt auswandert, wird auf ca. 3 mg zu schätzen sein (vgl. auch Birch zit. S. 286 Anm. 38).

Schwieriger ist der Nachweis einer allmählichen Auswanderung stickstoffhaltiger Stoffe aus dem Laubblatt. Man kann aus den Erfahrungen Déléanos schließen, daß eine derartige Auswanderung existiert; denn dieser Autor konstatierte bei der Rebe, daß ein an der Pflanze befindliches Blatt im Laufe der Nacht 3,49 Proz. seines Frischgewichtes verlor. Davon waren nur 1,86 Proz. Kohlehydrate, also 1,63 Proz. Nichtkohlehydrate. Daß letztere stickstoffhaltige Substanz sind, ist sehr wahrscheinlich. Auch aus den Beobachtungen Kosutanys kann man wohl auf eine solche Auswanderung schließen, doch wäre ein exakter experimenteller Beweis für sie sehr erwünscht.

Kosutany[25]) hat sorgfältige vergleichende Studien über den Gehalt der Rebenblätter an N-Substanzen am Nachmittag und am Morgen vor Sonnenaufgang gemacht; leider hat er aber seine Berechnungen nicht auf gleiche Blattflächen,

23) Borodin 1878 Bot. Ztg. **36** 801. Vgl. auch Colin 1917 Rev. gén. bot. **29** 125.

24) Vgl. Déléano 1911 Jahrb. wiss. Bot. **49** 129. (Vgl. auch Schroeder zit. S. 195 Anm. 105.)

25) Kosutany 1897 Versuchsstat. **48** 13; man vgl. Czapek 1920 Biochemie der Pflanzen **2** 302.

sondern auf gleiches Trockengewicht bezogen; er fand auf 100 g Trockensubstanz:

	Gesamt-N-Substanz	Eiweiß	Nichteiweiß
am Nachmittag	3,537	3,199	0,338
am frühen Morgen	3,621	3,385	0,236

Er will aus diesen Zahlen den Schluß ziehen, im Laufe der Nacht finde eine Eiweißbildung aus Nichteiweiß (Salpetersäure, Aminosäuren) statt, und der Gesamtstickstoff nehme zu. Dieser Schluß scheint uns aber nicht stichhaltig. Wir wollen versuchen, seine Angaben einer Umrechnung auf gleiche Blattflächen zu unterziehen, indem wir die von SACHS gefundenen Werte für den Gewichtsverlust der Blätter von Helianthus und Cucurbita während der Nacht zugrunde legen.

	am Abend	am Morgen
1 qm Helianthus (Trockensubstanz) wiegt	80,44 g	70,80 g
1 „ Cucurbita „ „	59,92 „	51,22 „
zusammen	140,36 g	122,02 g
Also im Mittel 1 qm Blatt-Trockensubstanz:	70,00 „	61,00 „

Wenn 70 g trockene Blattmasse am Abend die gleiche Fläche einnehmen wie 61 g am Morgen, dann entsprechen 100 g am Abend 87 g am Morgen; mit anderen Worten, eine bestimmte Blattfläche verliert durch Auswanderung an Assimilaten während der Nacht 13 Proz. ihres Trockengewichtes. Nehmen wir für die Rebe in KOSUTANYS Versuchen, um mit runden Zahlen zu rechnen, bloß einen Verlust von 10 Proz. an, so entsprechen 100 g am Nachmittag 90 g Blattsubstanz am Morgen; somit wäre auf gleiche Blattflächen bezogen KOSUTANYS Tabelle in folgende Form zu bringen:

	Ges.-N-Substanz	Eiweiß	Nichteiweiß
eine bestimmte Blattfläche enthält nachm. .	3,539	3,199	0,338
dieselbe Blattfläche enthält morgens . . .	3,259	3,047	0,212

Bei einer solchen Kalkulation wäre also auf Auswanderung stickstoffhaltiger Substanz während der Nacht und nicht auf deren Zunahme im einzelnen Blatt zu schließen, und man müßte sich vorstellen, daß sowohl Eiweiß als Aminosäuren sich an der Auswanderung beteiligen, ersteres vermutlich nach stattgehabter Hydrolyse.

Es ist zu bedauern, daß SCHULZE und SCHÜTZ[26]), denen wir eingehende Studien über die stoffliche Veränderung des Laubblattes während des Sommers und während des einzelnen Tages verdanken, die Blätter stets nur am Morgen und Abend des gleichen Tages untersucht haben. So geben diese mühevollen Untersuchungen leider keinen Aufschluß über die nächtliche Auswanderung. — Mittels der oben genannten makroskopischen Eiweißprobe gelingt es nicht, eine Verminderung des Eiweißgehaltes der Blätter während der Nacht nachzuweisen, gleichwohl ist nicht daran zu zweifeln, daß früh der Eiweißgehalt der Blätter kleiner ist als abends, denn bei längerer Verdunkelung der Blätter werden die Chloroplasten unter Schwund des Stromas kleiner und kleiner und die Eiweißproben zeigen geringeren Gehalt an diesen Stoffen an — Schädigungen die wieder behoben werden können, wenn der Lichtentzug nicht zu lange angedauert hat. Dieser Abbau der Chloroplasten geht besonders schnell vor sich, wenn die Blätter an der Pflanze sitzen und der Sproßgipfel, der die Nährstoffe an sich saugt, nicht abgeschnitten worden ist. — Auch bei der natürlichen Vergilbung der Blätter geht der Eiweißabbau dem des Chlorophylls parallel, und schließlich kann das Stroma ganz schwinden.

Wir kommen damit zu der viel behandelten Frage, welche Stoffe kurz vor dem Tod der Blätter aus diesen in die Pflanze zurückgezogen und ihr so gerettet werden. Wir verweisen wegen der umfangreichen älteren Literatur auf die Studie WEHMERS[27]) und die Anmerkung[28]) und erwähnen hier nur, daß nach

26) SCHULZE u. SCHÜTZ 1909 Versuchsstat. **71** 299.

27) WEHMER 1892 Landw. Jahrb. **21** 513.

28) RAMANN 1898 Zeitschr. f. Forst- und Jagdwesen. Ref. Bot. Ztg. **56** 231. 1912 Landw. Vers. **76** 157 zit. nach Zeitschr. f. Bot. **5** 120. TUCKER u. TOLLENS 1900 Journ. f. Landw. **48** 39 (Stoffauswanderung aus Platanenblättern). FRUWIRTH u. ZIELSTORFF 1901 Versuchsstat. **55** 9. SCHULZE u. SCHÜTZ 1909 Versuchsstat. **71** 299. — Die letztgenannten Autoren betonen den Mangel einer Rückwanderung besonders für die Kohlehydrate, N- und K-Verbindungen. Für die Phosphorsäure

Swart[29]) Verbindungen des K, N, P aus den Blättern im Vergilbungsstadium zurückgezogen werden. Rippel[30]) findet, daß K schon vor dem Verwelken, N und P aber erst während der Vergilbung, sprunghaft, aus den Blättern in die Pflanze zurückwandern (Pappel); er schließt daraus, daß P-haltige organische Stickstoffverbindungen, vielleicht Proteide, dauernd im Blatt gebildet werden und im selben Maße abwandern, daß endlich der Zustrom von Rohstoffen stockt, die Abwanderung aber noch andauert und so eine Verarmung an den genannten Stoffen erfolgt.

Viel ist auch die Frage erörtert worden, ob man mit Stahl anzunehmen hat, daß N- und Mg-haltige Abbauprodukte des Chlorophylls aus den vergilbten Blättern ebenfalls in die Pflanze zurückwandern. Nach Swart soll aber Mg nicht aus den Blättern abwandern, und auch die Zurückziehung des N des Chlorophylls dürfte sich wegen dessen verhältnismäßig geringer Menge nicht lohnen[31]).

Daß bei diesen Fragen der Umstand, ob die Pflanzen ein- oder mehrjährig sind[32]), ob die Blätter lebend abfallen oder am Stengel verdorren, daß ferner die Witterung von großem Einfluß ist, ist klar[33]).

Nunmehr ist auf einige **physikalische Ursachen der Stoffwanderung** hinzuweisen. Schon bei Besprechung der Untersuchungen von Hansteen und Puriewitsch über Samenkeimung ist ein Grundprinzip jeder Stoffwanderung in der Pflanze besprochen worden: die Diffusion. Ob diese von Zelle zu Zelle, oder aus der Zelle in ein Außenmedium erfolgt, ist gleichgültig; notwendig für das Eintreten der Diffusion ist nur, daß die Lösung eines Körpers an zwei Punkten einen Konzentrationsunterschied besitzt. So erfolgt beim Eintauchen der Grasendosperme in eine große Wassermenge allmählich vollkommene Entleerung, während eine kleine Wassermenge bald so viel Zucker enthält, daß ein Diffusionsgefälle nicht mehr gegeben ist; mit dem Mangel an Ableitung des aus Stärke gebildeten Zuckers aber hört auch die Stärkehydrolyse auf, das Endosperm bleibt gefüllt. Ferner wird die Entleerung noch schneller als durch Verwendung einer kleinen Wassermenge durch Eintauchen der Reservestoffbehälter in eine Zuckerlösung sistiert. Die gleiche Art der Entleerung fand Puriewitsch auch bei isolierten Kotyledonen, bei Knollenwurzeln, Rhizomen, Zwiebeln, sogar bei Zweigen. Vielleicht wird es auch bei geeigneter Versuchsanstellung gelingen, ein isoliertes, mit Assimilaten erfülltes Laubblatt zur Entleerung zu bringen. Mit den genannten Reservestoffbehältern gelang auch ein anderer, für das Prinzip der Stoffwanderung wichtiger Versuch, für den sich die Endosperme deshalb nicht eignen, weil sie nach der Entleerung absterben. Wie bemerkt, kann man die Stoffableitung durch eine Zuckerlösung von ge-

geben sie eine Abnahme im Herbst zu; diese erfolgt aber allmählich und hat nicht den Charakter einer Auswanderung unmittelbar vor dem Laubfall. Dagegen fand Richter (1910 Versuchsstat. **73** 457) wieder herbstliche Entleerung; doch betont er, daß durch Witterungsverhältnisse das Maß dieser Entleerung in den einzelnen Jahren sehr verschieden ausfallen kann. Vgl. ferner auch Stahl 1909 Zur Biologie des Chlorophylls. Jena. Tswett (1908 Ber. Bot. Ges. **26a** 94) und Déléano (1907, 1908 Univ. de Genève Inst. d. bot. Ser. **7** u. **8**). Déléano tritt nicht nur für eine Rückwanderung von Aschensubstanzen aus den Blättern in den Stamm ein, sondern er findet sogar einen Uebertritt in den Boden, wie ihn schon Wilfarth 1906 Versuchsstat. **63** 1 beobachtet hat. Dazu Pfeiffer u. Rippel Anm. 32.

29) 1914 Diss. Jena.

30) 1918 Zeitschr. f. angew. Bot. **16** 123. 1921 Biol. Cbl. **41** 508.

31) Kolkwitz 1919 Ber. Bot. Ges. **37** 1.

32) Pfeiffer u. Rippel 1921 Journ. f. Landwirtsch.

33) Vgl. auch Montemartini 1920 Atti ist. bot. Pavia **17** 227. Ueber Abbau und Abwanderung von Proteinen in Blättern und Wiederaufbau im Rindenparenchym s. Kern 1923 Beih. Bot. Cbl. **40** 137. Osborne 1920 Journ. biol. Chemie **42** 1 (nicht gesehen).

eigneter Konzentration hindern; steigert man aber deren Konzentration, so findet nun der umgekehrte Prozeß statt, der Zucker dringt in den Reservestoffbehälter ein und wird dort zu Stärke. Die Tatsache ist im wesentlichen dieselbe, wie die S. 188 besprochene Stärkebildung aus von außen in Laubblätter eingeführtem Zucker. Hier ist sie aber aus zwei Gründen für uns von Interesse: einmal zeigt sie, daß die Richtung des Stromes der Nährstoffe durch die Konzentration an zwei verschiedenen Punkten bestimmt wird. Ob Auswanderung oder Einwanderung von Stoffen in eine Zelle stattfindet, hängt wenigstens bis zu einem gewissen Grade von ihrer Umgebung ab; es kann also auch gleichzeitig an einer Zelle Aus- und Einströmen von Nährstoffen stattfinden, wenn ihre Nachbarzellen einerseits höhere, andererseits geringere Konzentrationen desselben Nährstoffes aufweisen. Ebenso wie eine einzelne Zelle, kann dann auch ein ganzes Gewebe, das zwischen zwei anderen mit Konzentrationsdifferenz an Zucker liegt, vom Zucker durchströmt werden, solange diese Differenz erhalten bleibt. — Die Wiederfüllung entleerter Reservestoffbehälter ist aber auch noch aus einem zweiten Grunde lehrreich. Sie zeigt, daß zum dauernden Bestehen des Diffusionsgefälles durchaus nicht immer dauernde Ableitung des gebildeten Zuckers (also eine sehr große Wassermenge in den Entleerungsversuchen) notwendig ist; die Ableitung kann auch durch Speicherung bzw. Umwandlung ersetzt werden. In der Tat wäre ja die Stoffbewegung in einen entleerten Kotyledo bald zu Ende, wenn dieser nicht die Fähigkeit hätte, den einströmenden Zucker in Stärke zu verwandeln und so für neue Mengen Platz zu schaffen. Es bedarf kaum der Erwähnung, daß das angeführte Prinzip der Diffusion: Unterhaltung eines Gefälles durch Ableitung oder Speicherung, nicht nur auf Zucker und Stärke, bei denen es bequem nachzuweisen ist, beschränkt ist, sondern daß es ebenso bei allen anderen Wanderstoffen wiederkehrt. Auch ist das Prinzip schon bei der Besprechung der osmotischen Verhältnisse der Zelle auseinandergesetzt worden. Die Pflanze hat aber verschiedene Mittel, ein Diffusionsgefälle zu unterhalten[34]). Sie kann die Konzentration entweder einseitig steigern oder herabsetzen. Ein Laubblatt, das transpiriert, wird durch Wasserabgabe in den Zellen nahe der Spaltöffnung konzentrierteren Zellsaft bekommen als in den Zellen weiter innen in der Lamina; da aber infolge der Transpiration Wasser aus den Gefäßen nachströmt, so muß dieses die Konzentration der inneren Zellen noch weiter erniedrigen. In anderen Fällen sehen wir eine Konzentrationsverminderung durch Stärkebildung eintreten

Das Scutellum der Gramineenkeimlinge ist im reifen Samen stärkefrei; bei der Keimung bildet es Stärke. Diese tritt aber in maximaler Menge nicht etwa am Ort der Zuckeraufnahme ein, sondern in einer gewissen Entfernung davon. Wenn hier bestimmte Zellen von Haus aus die Befähigung haben, früher Stärke zu bilden als andere, so scheint in anderen Fällen diese Befähigung regulatorisch veränderlich zu sein. Als Rywosch an einem Pinusblatt einseitig die Kutikula entfernte und so eine lokale Zuckerzufuhr ermöglichte, trat maximale Stärkebildung ebenfalls an der Stelle des Blattes ein, die der Einwanderungsstelle des Zuckers diametral gegenüberlag. — Als ein Beispiel für das umgekehrte Prinzip, Konzentrationsvermehrung an der Stelle, die den Ausgangspunkt für die

34) Rywosch 1908 Bot. Ztg. **66** 121; 1909 Zeitschr. f. Bot. **1** 571. Jones 1912 Plant World. Schroeder 1911 Flora **102** 186. Vgl. auch Molisch 1921 Ber. Bot. Ges. **39** 339 und Schroeder-Horn zit. S. 195 Anm. 105.

Stoffwanderung bildet, erwähnen wir die Kotyledonen mancher Pflanzen, z. B. Pisum (Fig. 40). Sie sind vor der Keimung gleichmäßig mit Stärke gefüllt. Die Lösung der Stärke beginnt aber überwiegend in der Peripherie; hier ist also dann die höhere Zuckerkonzentration gegeben und demnach erfolgt der Abstrom in der Richtung nach innen zu den Leitbündeln.

Das Diffusionsgefälle ist aber nicht der einzige maßgebende Faktor bei der Stoffwanderung. Ebenso wichtig ist die Permeabilität des Plasmas. Wenn alle Zellen in gleicher Weise die in ihnen aufgestapelten Reservestoffe nach außen diffundieren ließen, wie das in Puriewitschs Versuchen mit Reservestorfbehältern der Fall ist, müßte ein Strom von Stoffen nach den Wurzeln und von ihnen aus in den Boden gehen; die Existenz der Pflanze wäre überhaupt unmöglich. Soll die Pflanze nicht alle Reservestoffe durch Diffusion verlieren, so dürfen die Außenwandungen, die mit Wasser in Berührung stehen, die Reservestoffe nicht durchlassen. Aller Wahrscheinlichkeit nach liegt diese Impermeabilität zum Teil in der Hautschicht des Protoplasmas, zum Teil aber auch in der Zellhaut. Die Bedeutung gewisser Zellhäute für die Verhinderung von Stoffaustritt aus den Pflanzen ist sowohl von anatomischer (A. Meyer und seine

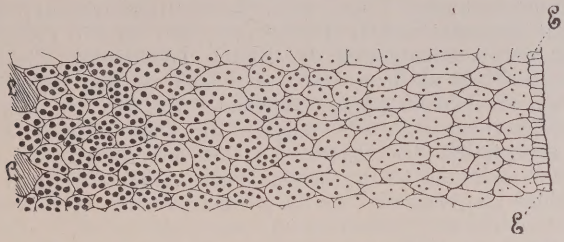


Fig. 40. Kotyledon von Pisum sativum, Querschnitt. *E* Epidermis, *L* Leitbündel. Die schwarzen Punkte stellen Stärkekörner vor. Nach Rywosch.

Schüler) wie von physiologischer Seite[35]) hervorgehoben worden. Aus Wächters Untersuchungen geht hervor, daß Zwiebel und Rübe aus Schnitten, die in Wasser liegen, eine Menge von Zellinhaltsstoffen austreten lassen, während aus den intakten Organen im feuchten Boden ein nennenswerter Stoffaustritt nicht erfolgt. Es ist wenig wahrscheinlich, daß die Verwundung hier eine Veränderung der Plasmapermeabilität herbeiführt, vielmehr ist anzunehmen, daß bei der Zwiebel die wachsbedeckte Kutikula, bei der Rübe der Kork hemmend wirkt. Da aber bei den jugendlichen Wurzeln die Zellhaut sehr permeabel ist, so muß da wohl dem Protoplasma die Aufgabe zufallen, einem Stoffverlust durch Exosmose vorzubeugen.

Nun ist durch die Versuche von Puriewitsch bekannt, daß die Permeabilität des Protoplasmas in sich entleerenden Reservestoffbehältern veränderlich ist; der Austritt von Zucker kann durch Salzlösungen gehemmt werden. Wächter hat diese Verhältnisse bei der Zwiebel genauer untersucht und gefunden, daß die Entleerung, das Austreten von Glukose überhaupt niemals eine vollständige ist, sondern zum Stillstand kommt, wenn die Innenkonzentration der Zellen einen gewissen Wert erreicht hat. Daß die Außenkonzentration ohne Bedeutung ist, zeigten sowohl Versuche mit verschieden großen Mengen von Wasser, als auch

35) Wächter 1905 Jahrb. wiss. Bot. **41** 165. Brown 1907 Ann. of Bot. **21** 79. (Vgl. auch S. 45.)

solche mit Salzlösungen; freilich war, wie bei PURIEWITSCH, eine Austrittshemmung durch Salzlösungen unverkennbar, ihre Größe zeigte indes keine Beziehung zur Konzentration der Salze. Außer Salzen hatten bei PURIEWITSCH auch Sauerstoff und Chloroform Einfluß; CZAPEK[36]) konstatierte für Blattstiele ebenfalls eine Entleerungshemmung durch Chloroform. Die Möglicheit, daß auch Anästhetika eine Qualitätsveränderung der Plasmahaut herbeiführen, muß zugegeben werden (S. 36), es ist aber auch an eine weiter gehende Beeinflussung des Protoplasmagetriebes in der Zelle zu denken, womit dann die Annahme gemacht wäre, daß die Stoffwanderung kein so einfacher Prozeß ist, wie man früher geglaubt hat.

Auch andere Gründe führen zu derselben Erkenntnis. Die Diffusion arbeitet viel zu langsam, um die in der Pflanze stattfindenden Stofftransporte allein leisten zu können. DE VRIES[37]) hat auf STEPHANS Berechnungen aufmerksam gemacht, wonach ein Milligramm NaCl, d. h. eines der am raschesten diffundierenden Salze, fast ein Jahr braucht, um sich aus einer 10-proz. Lösung einen Meter weit in Wasser hinein zu bewegen. Dieselbe Menge Rohrzucker würde $2^1/_2$ Jahre, Eiweiß gar 14 Jahre dazu gebrauchen. Wichtiger sind BIRCH-HIRSCHFELDS[38]) Versuche über die Ausbreitungsgeschwindigkeit von Salzen in lebenden Parenchymen: $LiNO_3$, dessen Ausbreitung sich leicht spektroskopisch kontrollieren läßt, wandert durch Diffusion in 24 Stunden knapp 2 cm weit, Ammoniumkarbonat, da es das lebende Protoplasma leichter durchdringt, um etwa 75 Proz. schneller. Erhöhung der Konzentration des $LiNO_3$ beschleunigt die Diffusion, aber doch nicht in solchem Maße, daß man an eine Diffusion durch die Zellwände denken könnte, vielmehr ist für die Wanderungsgeschwindigkeit in diesen Versuchen die Permeabilität des Protoplasmas maßgeblich. In abgetöteten Geweben findet denn auch eine schnellere Wanderung als in lebenden statt. Alkohol wandert schneller, Methylenblau viel langsamer als die genannten Salze. Die Wanderungsgeschwindigkeit in der Querrichtung unterscheidet sich nicht wesentlich von der in der Längsrichtung.

Nach dem Ausfall dieser Versuche kann man nicht zweifeln, daß durch Diffusion solche Stoffmengen, wie sie z. B. in einer einzigen Nacht aus dem Laubblatt auswandern (S. 281), nicht befördert werden können. Die Auswanderung aus den Assimilationszellen zu den Bündeln hin macht zwar keine Schwierigkeiten, weil es sich in den meisten Fällen um kurze Strecken und große Diffusionsflächen handelt[39]). Bei der Stoffleitung auf große Entfernung aber, die in den Leitbahnen erfolgt, müssen beschleunigende Momente existieren. Dahin gehört eine mechanische Mischung, die durch Strömungen innerhalb der Zelle vollzogen wird. Solche rasche Stoffbewegungen kommen z. B. infolge ungleicher Erwärmung verschiedener Teile der Zelle zustande, vielleicht auch infolge elektrischer Ströme, die in den Pflanzen sehr verbreitet sind, sowie schließlich durch Protoplasmabewegung. Daß letzterer Vorgang die Diffusion beschleunigen kann, hat BIERBERG[40]) sehr anschaulich gezeigt. Auch können wir bemerken,

36) CZAPEK 1897 Sitzungsber. Wien **106** I 117.
37) DE VRIES 1885 Bot. Ztg. **43** 1.
38) 1920 Jahrb. wiss. Bot. **59** 171.
39) Es ist außerdem nicht ausgeschlossen, daß die Diffusion der leichter diffusiblen Zuckerarten durch die weniger diffusiblen etwas beschleunigt wird (RYWOSCH 1911 Ber. Bot. Ges. **29** 204). Tatsächlich wandern wohl stets Gemische von Zuckern.
40) BIERBERG 1909 Flora **99** 52.

daß Zellen mit auffallend schnellem Stofftransport, z. B. Pollenschläuche, eine ungewöhnlich starke Plasmabewegung aufweisen [41]).

Solche Vorgänge dürften aber nach den Feststellungen von Birch nicht von allgemeiner Bedeutung für die Förderung der Stoffwanderung sein; daß zwischen der Protoplasmaströmung und Stoffwanderung ein Zusammenhang bestehe, hat auch Lakon schon 1914 geleugnet [42]). Vielleicht könnten die Stoffe, welche in der Pflanze normalerweise wandern, durch eine weit größere Diffusionsfähigkeit ausgezeichnet sind, als die in den Versuchen Birchs benutzen Stoffe, doch bleibt auch dann die Schwierigkeit, daß sie nicht schneller wandern dürften als reines Wasser, und daß selbst die Diffusionsgeschwindigkeit von Stoffen, die dem reinen Wasser nichts nachgeben, nicht ausreichen würde, um die beobachtete Wanderungsgeschwindigkeit der Assimilate zu erklären. Wir müssen diese Frage als der Klärung noch bedürftig hinstellen und betrachten nun das anatomische Substrat der Stoffdiffusion und Stoffwanderung noch etwas näher: Jedenfalls sind die Tüpfel in doppelter Weise geeignet, einen Stofftransport von Zelle zu Zelle zu erleichtern. Einmal dadurch, daß die Membran hier überhaupt dünn ist, andererseits durch die feinen Perforationen, die die Schließhaut durchsetzen. Da durch diese Kanäle die Protoplasten der Zellen untereinander zusammenhängen, wäre zunächst daran zu denken, daß geformte Teile des Plasmas oder Stärkekörnchen auf diesem Wege von einer Zelle zur anderen übertreten könnten. Tatsächlich haben ja auch Miehe und Körnicke [43]) durch Membranen sogar Zellkerne treten sehen, die zweifellos ihren Weg durch Plasmabrücken genommen haben; aber solche Wanderungen sind bei der Feinheit der Kanäle nur unter hohen einseitigen Drucken möglich, wie sie in der Natur kaum vorkommen dürften; auch konnte Pfeffer [44]) in eigens zu diesem Zweck angestellten Beobachtungen keinen Durchtritt von Plasma durch die Poren der Tüpfelschließhaut wahrnehmen. Wenn demnach für den Massentransport die Bedeutung der Plasmabrücken entfällt, ist sie für Diffusionsbewegungen offenbar sehr groß; das Plasma jeder Brücke wird aus Hautschicht und Innenplasma bestehen; wenn dann die Hautschicht dieselbe Impermeabilität hat, wie sonst in der Zelle, so werden die Stoffe durch das Innenplasma diffundieren können.

Siebröhren. Trotz der Tüpfel stellt aber doch jede Querwand der Stoffleitung einen gewissen Widerstand entgegen, und so sehen wir diese in langen Zellen, in denen wenig Scheidewände zu durchsetzen sind, leichter von statten gehen als in kurzen. Das gibt uns Veranlassung, uns nach den Geweben umzusehen, die der Stoffwanderung dienen. — Jede Parenchymzelle kann diese Funktion ausüben, und tatsächlich finden wir auch an bestimmten Stellen nur solche Zellen mit dieser Aufgabe betraut. Im Endosperm sind überhaupt nur Parenchymzellen vorhanden, ebenso fehlen andere Elemente an allen Vegetationspunkten. Es ist aber zu bedenken, daß die Vegetationspunkte nur sehr langsame Wachstumsänderungen erfahren und dementsprechend auch keinen Anspruch auf rasche Stoffzuleitung

41) Ueber die Beschleunigung der Diffusion der bei der phototropischen Reizleitung wirksamen Hemmungsstoffe durch Protoplasmaströmung vgl. Brauner 1922 Zeitschr. f. Bot. **14** 541.

42) Ber. Bot. Ges. 1914 **32** 421.

43) Miehe 1901 Flora **88** 105. Körnicke 1901 Sitzungsber. Niederrhein. Ges.

44) Pfeffer 1892 Studien zur Energetik. Abh. Sächs. Ges. **18** 275.

machen. Unterhalb von ihnen, wo lebhafteres Wachstum stattfindet, ist aber die Gewebedifferenzierung weiter vorgeschritten und finden sich Zellen, die offenbar der Leitung organischer Wanderstoffe angepaßt sind, die Siebröhren, die nicht nur durch große Längserstreckung, sondern auch durch partielle Resorption der Querwände in den Siebtüpfeln besonders zu ihrer Funktion geeignet sind. Sie bilden bekanntlich lange Stränge, die neben den Gefäßsträngen herlaufen und mit ihnen zusammen die „Leitbündel" konstituieren. Halten wir uns z. B. an die Entleerung eines Blattes, das tagsüber assimiliert hat, und untersuchen wir die Rolle, die die Siebröhren dabei spielen. SCHIMPER[45]) machte einen interessanten Versuch mit Plantago, bei dem man ohne große Störungen die Leitbündel aus dem Blattstiel herausnehmen kann, während das Blatt mit dem Stamm in Verbindung bleibt, und fand, daß auch ein so präpariertes Blatt im Dunkeln seine Stärke in den Stamm ableiten kann; er glaubte in den langgestreckten Zellen, die das Bündel umgeben, in der sogenannten „Leitscheide" die Leitungsorgane des Zuckers gefunden zu haben. Demgegenüber betont CZAPEK[46]), daß deren Leitfähigkeit nicht ausgiebig genug sei, um den Kohlehydrattransport zu bewältigen; dieser soll der Hauptsache nach in den Siebröhren stattfinden. Als Beweis für seine Ansicht führt CZAPEK einige Versuche über Ableitung von Stärke in Blattstielen mit eingeschnittenen Gefäßteilen und an Zweigen mit Rindenringelungen an. Zwar hat eine Nachuntersuchung durch DÉLÉANO[47]) ergeben, daß man aus diesen Versuchen keine bestimmten Schlußfolgerungen über die Rolle der Siebröhren beim Stofftransport ziehen kann[48]). DÉLÉANO kommt aber schließlich doch zu dem Resultat, daß die Leitbündel maßgebend für die Zuckerableitung aus den Blättern sind, er läßt es nur unentschieden, ob ihr Gefäßteil oder Siebteil besonders wichtig ist. Für CZAPEKS Anschauung kann auch das Ergebnis einiger Beobachtungen von SCHNEIDER-ORELLI[49]) angeführt worden: In Apfelblättern, die von Minierraupen befallen worden waren, ist die Stärkeableitung gar nicht gehemmt, wenn die Gefäße zerstört sind, dagegen stark, wenn der Siebteil auch nur zum Teil angegriffen ist.

Unter ausdrücklichem Hinweis darauf, daß diese Anschauung von der Rolle der Siebröhren hypothetisch ist, können wir uns folgendes Bild von der **Wanderung der Kohlehydrate** aus den Assimilationsorganen machen: Der aus der Stärke entstandene Zucker gelangt, nach Durchwanderung einiger Assimilationszellen und der Leitscheide, in die Siebröhren, deren Trockensubstanz oft zu mehr als der Hälfte aus Zucker besteht[50]). In ihnen kann er durch mechanische Mittel, Strömungen aller Art, rasch auf weite Entfernungen geleitet werden. Es kann also unter Umständen ein Siebröhrenstrang von mehreren Zentimetern oder Dezimetern Länge wie eine einzige Zelle funk-

45) SCHIMPER 1885 Bot. Ztg. **43** 756.
46) CZAPEK 1897 Sitzungsber. Wien **106** I 117.
47) DÉLÉANO 1911 Jahrb. wiss. Bot. **49** 129. HABERLANDT 1918 Physiol. Anat. 3. Aufl. 365.
48) Von ganz anderen Gesichtspunkten aus ist RUHLAND (1912 Jahrb. wiss. Bot. **50** 200) neuerdings dazu gekommen, den Siebröhren diese Funktion abzusprechen. Er fand sie nämlich (bei der Zuckerrübe) nicht mehr permeabel für Zucker als andere Zellen.
49) SCHNEIDER-ORELLI 1909 Cbl. Bakt. II **24** 158.
50) KRAUS 1885 Abh. Naturf. Ges. Halle **16** 16.

tionieren, er kann durch Diffusion am oberen Ende Zucker empfangen, am unteren abgeben; für dessen Bewegung in der Mitte scheinen Protoplasmaströme nicht in Anspruch genommen zu werden, da sie in Siebröhren zu fehlen pflegen[51]), wohl aber kann man an Massenströmungen denken, die durch verschiedenen und wechselnden Turgordruck des umliegenden Parenchyms erzeugt werden. An angeschnittenen Siebröhren bemerkt man ja tätsächlich durch Druck der Nachbarzellen ein Austreten des Inhaltes. — Man darf aber nicht glauben, die Funktion eines Siebröhrenstranges sei nur in der Verbindung zweier entfernter Punkte zu suchen, in einer Verbindung nach Art einer Glasröhre; die Siebröhren stehen in ihrem gesamten Verlauf seitlich mit den Parenchymzellen des Siebteiles in Austausch und geben jeden Ueberfluß an Kohlehydrat an diese ab, die durch reichliche Stärkebildung sich immer wieder zur Aufnahme neuer Stoffmassen bereit machen. Das Parenchym, das an die Siebröhren sich anschließt, wirkt wieder als Reservestoffbehälter, und zwar, wenn wir uns an die Bäume halten, in einem doppelten Sinn. Einmal werden in ihm, wie in allen parenchymatischen Zellen der Markstrahlen, der Rinde und des Holzes, die für das nächste Frühjahr bestimmten Reservestoffe deponiert, dann aber — und dies nicht nur im Baumstamm, sondern auch in jedem Blattstiel — wird Stärke auch als sogenannter transitorischer Reservestoff im Siebparenchym abgelagert, d. h. der Ueberschuß von einströmendem Zucker wird aus den Siebröhren weggeführt und kann zu Zeiten, wenn ein direkter Nachschub aus den Blättern aufhört, Verwendung finden. Solche transitorische Stärkebildung begleitet überall die Zuckerwanderung, einerlei ob sie in Siebröhren auf weite Entfernungen oder im Parenchym auf kurze Strecken stattfindet. Diese Stärkebildung ist leicht verständlich, da sie dazu dient, das zur Erzielung von Diffusion nötige Konzentrationsgefälle zu unterhalten.

Wenn so in die Siebröhren die Kohlehydratwanderung verlegt wird, so werden damit diese Organe überhaupt zu spezifischen Leitungsorganen der organischen Wanderstoffe[51a]). Denn daß sie die Leitung des Eiweißes besorgen, hat schon Nägeli angenommen, und hat dabei besonders auf die offene Kommunikation von Glied zu Glied als ein Moment hingewiesen, das die Fortbewegung eines schwer diffundierenden Stoffes ermöglichen muß. Und auch heute noch belegen viele Forscher (z. B. Haberlandt) die Lehre, daß die Kohlehydratwanderung im Leitparenchym, in den Siebröhren wesentlich die des Eiweißes stattfinde, mit gewichtigen Gründen.

Jedoch ist zu betonen, daß die Eignung der Siebröhren zur Stoffleitung auf weitere Strecken im wesentlichen aus anatomischen Gründen erschlossen, aber experimentell nicht ausreichend gestützt ist. Birch fand in ihren schon genannten Versuchen, daß die Längsleitung von Lithiumsalzen in phloemhaltigem Parenchym nur eben so langsam erfolgt, als im siebröhrenfreien, trotz mannigfacher Variation der Versuchsbedingungen, und so drängte sich ihr die Frage auf, ob nicht vielleicht auch der Holzkörper, in dem ja notorisch Lösungen anorganischer, aber auch organischer (S. 290) Stoffe in großer Menge und mit großer Geschwindigkeit in die Höhe gehoben werden, unter Umständen zur Abwärtswanderung von Assimilaten benutzt werden kann. In der Tat zeigte sich, daß in beblätterten Achsen, deren Seitenzweige mittels

51) Strasburger 1891 Bau und Verrichtung der Leitungsbahnen S. 363. Jena. Es ist nicht leicht zu entscheiden, ob in den Siebröhren der intakten Pflanze eine Protoplasmabewegung erfolgt oder nicht. Vgl. auch Mangham 1917 Ann. of Bot. **31** 293.

51a) Teodoresco u. Popesco 1915 Ann. sc. Jassy **9** 215.

einer Schnittfläche aus einer Lithiumsalzlösung schöpften, bei starker Transpiration der beblätterten Teile eine Abwärtswanderung des Lithium im Holz stattfindet; diese kann so schnell vor sich gehen, daß im beblätterten Stamm bewurzelter, aus einem in einer gewissen Höhe befindlichen Seitenzweig Lithiumlösung schöpfender Bäume recht bald die Lithiumreaktion schon an der Stammbasis nachweisbar ist. Die Abwärtsbewegung des Lithiums findet in den Bahnen der Zweigspur des schöpfenden Seitenzweiges statt und ist besonders dann sehr lebhaft, wenn sich auch unterhalb der Ansatzstelle des Seitenzweiges transpirierende Blätter finden. Die Möglichkeit, daß in ein und demselben Holzkörper gegensinnige Strömungen verlaufen, bedingt also die weitere, daß auf solche Weise vielleicht auch Assimilate mit großer Geschwindigkeit im Holz basalwärts geschafft werden können. Besonders dann, wenn gewisse Zweige eines Baumes unter verschieden starkem Dampfdruckdefizit stehen, könnte in den Zweigen, die unter einem geringeren Dampfdruckdefizit stehen als andere, eine kräftige Abwärtsbewegung von Assimilaten im Holz erfolgen. Jedenfalls sind hier Ansatzmöglichkeiten für weitere Versuche gegeben.

Erwähnt werden mag noch, daß auch Aschensubstanzen zum Teil in anorganischer, zum Teil in organischer Bindung dieselben Wege einschlagen wie Eiweiß und Zucker, nachdem sie von der Wurzel aus zunächst mit dem Wasserstrom in der Pflanze aufgestiegen und teilweise in andere Form übergeführt worden sind. Daß die Siebröhren bei der Stoffleitung durch die Milchröhren unterstützt werden können, ist nicht wahrscheinlich [52]).

Es erübrigt noch, auf eine umseitig schon gestreifte Erscheinung einzugehen, die in besonderer Deutlichkeit bei den Bäumen beobachtet worden ist. Wenn im Frühjahr die Stärke gelöst wird, hat der Zucker, um zum Ziel der Verwendung zu gelangen, oft Wege von vielen Metern oder gar mehr als hundert Meter zurückzulegen. Damit hängt es zusammen, daß er nicht oder nicht ausschließlich in den Siebteilen aufsteigt, sondern dem Wasserstrom in den Gefäßen folgt, ähnlich wie das die von der Wurzel resorbierten Bodensalze tun. Diese Tatsache ist aus Ringelungsversuchen zu schließen, wie sie schon Th. Hartig [53]) angestellt hat. Während, wie oben erwähnt, eine solche Rindenringelung die Füllung der basalen Stammteile mit Stärke verhindert, sieht man, wenn sie nach deren Füllung im Herbst angelegt wird, im folgenden Frühjahr die ganze Stärke aus Holz und Rinde auch unterhalb der Ringelstelle verschwinden. Es kann nach A. Fischers [54]) Untersuchungen kein Zweifel bestehen, daß die gebildete Glukose im Holzteil, und zwar in den Gefäßen, zu den austreibenden Blattorganen geleitet wird. Und da der Transpirationsstrom das nach Metern leistet, was die Diffusion vielleicht nach Millimetern leistet, so sieht man den Vorteil ein, den die Pflanze aus dieser Einrichtung zieht. Da in den Blutungssäften einiger Bäume auch schon Amide und Eiweiß gefunden worden sind, darf man annehmen, daß das stickstoffhaltige Material denselben Weg einschlägt wie die Kohlehydrate.

Th. Hartig und im Anschluß an ihn A. Fischer [54]) und Strasburger [51]) sind indes noch weiter gegangen. Sie behaupten, daß bei den Bäumen die Auf-

52) Kniep 1905 Flora **94** 129, u. 1914 Rubber recueil 1. Tobler 1914 Jahrb. wiss. Bot. **54** 265. [Im Milchsaft sind Stoffe, die bei Mangel an Bau- und Betriebsstoffen Verwendung finden (Eiweiß u. a.); Kautschuk ist ein Exkret; gegen Schneckenfraß schützt Milchsaft vielfach nicht.] v. d. Wolk 1915 Ref. Bot. Ztg. **7** 43. (Beteiligung des Milchsaftes an der Wandbildung?) Sharples 1918 Ann. of Bot **32** 247 (Schutzmittelfrage). — Onken 1922 Bot. Arch. **2** 281, u. 1923 **3** 262 (Milchröhren als Ca-Speicher). Simon 1918 Beih. Bot. Cbl. **35** I 183 (Versuche über Leitung von Farbstoffen in Milchröhren). Springer 1921 Sitzungsber. Akad. Wien **130** 11b 471.

53) Th. Hartig 1858 Bot. Ztg. **16** 332.

54) Alfr. Fischer 1891 Jahrb. wiss. Bot. **22** 73.

wärtsbewegung der Kohlehydrate im Frühjahr ausschließlich im Holzkörper erfolge, daß in der Rinde überhaupt nur Abwärtsbewegung stattfinden könne. Die Gründe, die dafür ins Feld geführt worden sind, scheinen nicht ganz stichhaltig zu sein, und es wäre möglich, daß erneute Versuche auch die Befähigung des Siebteils zur Leitung mobilisierter Reservestoffe in der Richtung nach oben nachweisen; es erscheint dies um so wahrscheinlicher, als in den Kräutern und Stauden die Gefäßbahnen für die Aufwärtsleitung der Reservestoffe nicht in Anspruch genommen werden sollen, und ein solch prinzipieller Unterschied zwischen holzigen und krautartigen Teilen nicht recht verständlich wäre.

Das **Ziel der Wanderstoffe** sind die Stellen der Pflanze, an denen ein lebhafter Verbrauch von Stoffen stattfindet. Je rascher an der Verbrauchsstätte die Umwandlung der zuwandernden Stoffe vor sich geht, desto größer bleibt das Diffusionsgefälle zwischen den Endpunkten der Bewegung, desto schneller erfolgt die Bewegung. Aber auch die Lösung von Reservestoffen wird beschleunigt, wenn die Ableitung der gelösten Stoffe schnell von statten geht. In der Natur sind nun ganz bestimmte Organe als Verbrauchsstätten, andere als die Lieferanten derselben gekennzeichnet. Ein Stoffbedarf findet vor allen Dingen an allen Vegetationspunkten statt. Hier werden zwar nicht sehr große Stoffmassen in kurzer Zeit beansprucht, dafür aber findet andauernd Produktion von Zellen statt; dementsprechend sind Substanzen zur Ausbildung der Zellwand, des Protoplasmas und der Turgorstoffe ziemlich das ganze Jahr durch nötig. Denn wenn bei einem Baum auch die Streckung der diesjährigen Triebe vielfach rasch vollendet ist und sich ganz auf Kosten vorjährigen Materials vollziehen kann, so beginnt doch schon wieder früh im Jahre die Anlage der nächstjährigen Knospen, deren Entwicklung vielfach sogar den Winter hindurch langsame Fortschritte machen dürfte. Daneben ist das Kambium im Baume tätig, das zu langdauernder Holz- und Bastproduktion wiederum eines ständigen Zuflusses an Nährstoffen bedarf. Sodann kommt nach der Blüte die Ausbildung von Frucht und Samen und endlich die Füllung der Magazine in Wurzel[55]) und Stamm, von unten beginnend und allmählich nach oben fortschreitend. Ueberall sehen wir als wandernde Materialien Zucker, Eiweiß, Aminosäuren auftreten, überall sehen wir die bekannten Reservestoffe sich transitorisch oder für längere Zeit aus ihnen bilden. Von den Bäumen unterscheiden sich die einjährigen Pflanzen nur darin, daß ihre Reservestoffablagerung auf die Samen beschränkt ist, und der Unterschied zwischen Bäumen und perennierenden Stauden liegt darin, daß bei letzteren die Reservestoffe nur in unterirdischen Behältern deponiert werden.

Außer den normalen Reservestoffbehältern können unter Umständen auch andere Organe zur Magazinierung von Reserven verwendet werden. Wenn wir die Vegetationspunkte entfernen, und dafür sorgen, daß ihre Neubildung unmöglich ist, können auch beliebige Stengel oder Blatteile zu Ablagerungszentren werden (vgl. die Versuche Voechtings Bd. 2 Kap. 2). Wenn wir Vegetationspunkte im Hungerzustand wachsen lassen, so können sie aus älteren Teilen der Pflanze Stoffe an sich reißen, und zwar in solchem Maße, daß die älteren Organe absterben (S. 282). Bei Dunkelkultur sieht man in der Tat häufig ein Wachstum der Spitze auf Kosten älterer absterbender Blätter. Das gleiche erfolgt bei Trockenkultur; ältere Teile vertrocknen, indem sie an jüngere das Wasser abgeben[56]). In diesen Fällen verwendet also die Pflanze Stoffe, die man als Baustoffe und nicht als Reservestoffe zu bezeichnen pflegt.

55) Ueber Wanderung von Reservestoffen in Bäumen behufs Versorgung der Wurzelsysteme s. Curtis 1920 Am. Journ. Bot. 7 286.

56) E. Pringsheim 1906 Jahrb. wiss. Bot. 43 89.

Wir haben jetzt zum Abschluß unserer Betrachtungen über Stoffwandlung und Stoffwanderung in der autotrophen Pflanze, die Veränderungen zu betrachten, die mit den Wanderstoffen an ihrem Ziele vor sich gehen. Am mannigfachsten sind diese Veränderungen jedenfalls dann, wenn die Wanderstoffe zu Bauzwecken verwendet werden. Man vergleiche nur die relativ einfachen Körper, die wandern, im wesentlichen lösliche Kohlehydrate, Aminosäuren und Mineralstoffe, mit dem komplizierten Aufbau der Zellen, die aus ihnen hervorgehen. Ueber diese Stoffmetamorphosen sind wir noch wenig aufgeklärt. Verständlicher sind uns schon die Vorgänge, wenn aus den Wanderstoffen wieder Reservestoffe werden, also im ganzen dieselben Substanzen, aus denen sie hervorgegangen sind. Aber auch hier sind noch manche Fragen zu besprechen. Wenn z. B. aus der wandernden Glukose Reservezellulose wird, so kennen wir die näheren Umstände der Verwandlung nicht; wir können nur sagen, die Veränderungen sind keine sehr großen, und es ist eine Frage der Zeit, wann uns die Chemie diese Vorgänge ganz aufklären wird. Nicht so einfach ist das mit dem **Eiweiß.** Dies zerfällt ja in eine ganze Reihe von Aminosäuren. Findet die Keimung am Licht statt, so kommt es zu keiner nennenswerten Anhäufung dieser Säuren, weil sie offenbar an den Verbrauchsstätten sofort wieder in Eiweiß umgewandelt werden. Läßt man aber die Samen im Dunkeln keimen, so häufen sich diese Stoffe in solchen Mengen an, daß man ihrer viele nach Ausfällen mit Alkohol in kristallinischer Form unter dem Mikroskop wahrnehmen kann. Im Dunkeln sind also offenbar die Bedingungen zur Eiweißregeneration nicht gegeben, und deshalb ist Dunkelkultur oft verwandt worden, wenn es sich darum handelte, die Aminosäuren in größerer Menge zu gewinnen. Vergleicht man nun die im verdunkelten Keimling auftretenden Aminosäuren mit denen, die bei der Eiweißzerspaltung durch Säuren oder Enzyme außerhalb der Pflanze erhalten werden, so zeigen sich dabei mehrere auffallende Unterschiede. Betrachten wir zunächst, wie das Gemisch von Aminosäuren verschiedener Pflanzen aussieht. Die folgende Tabelle belehrt uns darüber[57]); sie gibt an, wieviel Gramm von jeder Substanz aus 100 g Eiweiß gewonnen worden sind:

	Lupinus (Conglutin)	Picea excelsa	Cannabis (Edestin)
Glykokoll	0,8	0,6	3,8
Alanin	2,5	1,8	3,6
Aminovaleriansäure	1,1	vorhanden	6,2
Leucin	6,75	6,2	14,5
Prolin	2,6	2,8	1,7
Phenylalanin	3,1	1,2	2,4
Glutaminsäure	6,5	7,8	14,5
Asparaginsäure	3,0	1,8	4,5
Tyrosin	2,1	1,7	2,1
Cystin	vorhanden	0,25	1,0
Histidin	0.65	0,62	1,1
Arginin	6,6	10,9	14,2
Lysin	2,1	0,25	1,0
Tryptophan	vorhanden	vorhanden	vorhanden
Ammoniak	„	„	2,3

57) Osborne 1910 Ergebn. d. Physiol. **10** 47. Dakin gewann aus 100 g Gelatine 91,3 g „Bausteine". Theoretisch müßte man daraus etwa 110—120 g gewinnen, da die Spaltung mit Wasseraufnahme verbunden ist, s. Kossel zit. S. 240 Anm. 31.

Es zeigt sich, daß überall die gleichen Aminosäuren auftreten, doch in wechselnder Quantität; dieses Resultat erfährt kaum eine Veränderung, wenn wir auch andere Eiweißstoffe noch hinzunehmen. Die gleichen Aminosäuren — mit Ausnahme von Phenylalanin — wurden aber auch bei der Trypsinverdauung erhalten; soviel uns bekannt, fehlt es aber hier an quantitativen Angaben, die übrigens auch bei der Säurehydrolyse zum Teil mehr den Charakter von Schätzungen haben. In der etiolierten Pflanze sind diese Aminosäuren mit Ausnahme von Glykokoll und Alanin ebenfalls enthalten, aber sie treten in ganz anderen Proportionen auf, und statt der Glutaminsäure und Asparaginsäure finden sich deren im Eiweiß nur spärlich vorgebildete Amide, das Glutamin und Asparagin. Diese Amide häufen sich vielfach sehr stark an; so kann das Glutamin, das namentlich bei Curcurbita, Ricinus und Cruciferen gefunden wurde, $2^1/_2$ Proz. der Trockensubstanz ausmachen, während das bei Papilionaceen, Gramineen und anderen Pflanzen [58]) gefundene Asparagin bis zu 20 Proz. der Trockensubstanz bildet. (Daß auch anläßlich des Eiweißaufbaues aus den Wurzeln gebotenen Ammoniumsalzen und N-freiem organischen Material sich diese Amide als transitorische Reservestoffe anhäufen können, ist S. 248 ausgeführt.) Es ist ausgeschlossen, daß alles Asparagin durch Amidierung der im Eiweiß vorhanden gewesenen Asparaginsäure entsteht, denn es läßt sich zeigen, daß in dem Maße, als Asparagin auftritt, andere Aminosäuren verschwinden. Mit dem Verschwinden dieser und nicht etwa mit der fortschreitenden Hydrolyse des Eiweißes geht die Asparaginbildung parallel. Dies zeigt z. B. der Vergleich einer Analyse von 1-wöchigen Pisumkeimlingen mit solchen von 3 Wochen.

	Leucin	Tyrosin	Arginin	Asparagin
1 Woche:	reichlich	spärlich	vorhanden	fehlt
3 Wochen:	viel weniger	verschwunden	fast verschwunden	sehr reichlich

Ferner konnte Schulze in den Kotyledonen der Lupine nur Arginin und Monoaminosäuren, aber kein Asparagin auffinden, während letztere Substanz sich in der Keimachse anhäuft; entsprechend fehlt in den Kürbiskeimblättern das Glutamin, das sich im Stengel reichlich ansammelt.

Behufs Bildung von Asparagin und Glutamin aus den verschwindenden Aminosäuren, z. B. Leucin, Tyrosin muß aus diesen Ammoniak [59]) abgespalten werden und hierauf erst können sich die Amide aufbauen. Die Bildung dieser ist also bereits wieder ein synthetischer Prozeß [60]), bei dem irgendwelche N-freien Stoffe beteiligt sein dürften. Sind diese in genügender Menge vorhanden, wie in der beleuchteten Pflanze,

58) Schulze 1906 Landw. Jahrb. **25** 621. Prianischnikow 1904 Ber. Bot. Ges. **22** 35. Vgl. auch die S. 248 zit. Literatur.

59) Schulze 1898 Zeitschr. f. physiol. Chemie **24** 18; **30** 241; 1907 Ber. Bot. Ges. **25** 213. Kiesel (1909 Zeitschr. f. physiol. Chemie **60** 453) hat reichlich Ammoniakbildung bei Autolyse gefunden.

60) Bei Ricinus treten die sonst üblichen Monaminosäuren bei der Keimung nicht auf. Statt ihrer findet sich Ricin, das einen Pyridinkern enthält. Zweifellos ist es aus Eiweißabbauprodukten durch Synthese entstanden. Es ist wahrscheinlich, daß damit ein Schlüssel zum Verständnis der Alkaloide gegeben ist, von denen manche sich gleichfalls durch einen Pyridinkern auszeichnen. Auch Alkaloide mit anderen Kernen dürften, wie schon ausgeführt wurde, von Eiweißspaltungsprodukten herzuleiten sein. Nachtr. Anm.: Baly 1923 Ref. Zeitschr. f. Bot. **15** 662.

so wird das entstehende Ammoniak sofort zu Eiweiß weiter verarbeitet. Zu einer Asparaginansammlung kommt es am Licht nicht, weil am Licht reichlich Kohlehydrate entstehen[61]), und das Licht so die Eiweißbildung begünstigt[62]). Das im Dunkeln gebildete Asparagin kann auch nachträglich noch, wenn die etiolierte Pflanze ans Licht gelangt, nach Desamidierung in Eiweiß übergeführt werden.

Daß aber nicht nur die Bildung von Eiweiß aus Aminosäuren, sondern auch die Synthese von Asparagin bzw. Glutamin aus dem beim Eiweißzerfall gebildeten Ammoniak im Dunkeln an die Bedingung geknüpft ist, daß qualitativ und quantitativ zulängliche Mengen von N-freien Reserven in der Pflanze gestapelt sind, wundert uns nicht zu hören, da wir wissen, daß gleiches auch gilt für die Bildung dieser Amide aus von außen zugeführten Ammoniumsalzen (S. 248). Butkewitsch[63]) sah, daß in Lupinen, die bis zur vollkommenen Erschöpfung der Kohlehydratreserven im Dunkel gezüchtet wurden, schließlich keine Neubildung von Asparagin mehr erfolgte, vielmehr, falls Sauerstoff und damit Gelegenheit zum oxydativen Abbau geboten war, Asparagin unter lebhafter Ammoniakbildung zerfiel und jene uns schon bekannte Vergiftung durch Ammoniak eintrat. Zugabe von Zucker zum Kulturmedium schützte das Asparagin und schränkte die Ammoniakbildung ein. Auch Arginin kann unter ähnlichen Umständen Ammoniak liefern, indem diese Diaminosäure in Ornithin und Harnstoff zerfällt und letzterer durch Urease zu Kohlensäure und Ammoniak verseift wird.

Was nun die stickstoffreien Stoffe betrifft, die als Baustoffe neben NH_3 für die Asparaginsynthese nötig sind, so denkt Smirnow[64]) in erster Linie an Bernsteinsäure, bzw. ihr Monoxyderivat Aepfelsäure, zwei in den Pflanzen weit verbreitete Säuren, die ihrerseits aus Zucker entstehen können. Sie würden eventuell in die entsprechende Ketosäure (Oxalessigsäure) übergehen und diese dann reduktiv aminiert und zu Asparaginsäure werden (S. 248). Ob die außerdem behufs Asparaginbildung nötige Einführung der Amidogruppe vor oder nach der Aminierung erfolgt oder ob je nach Umständen das eine oder andere erfolgen kann, weiß man nicht. Unter allen Umständen müssen die neben Ammoniak gebotenen, zur Asparaginsynthese nötigen Stoffe einmal die erforderlichen Bausteine hergeben, sodann aber auch die für die Synthese erforderliche Betriebsenergie liefern.

Am auffallendsten treten uns die Synthesen von Reservestoffen aus den wandernden Abbauprodukten in den reifenden Samen entgegen. In sie ergießt sich ein Strom von Zucker, Aminosäuren und Nährsalzen, aus denen Stärke, Reservezellulose[65]), Eiweiß und unter anderem die organischen Phosphorverbindungen aufgebaut werden. Da nun die reifenden Samen — wie Autolysen beweisen — die gleichen Enzyme besitzen wie die keimenden, so liegt der Gedanke nahe, daß alle diese Enzyme auch synthetisch wirksam sein können[66]).

Neben der Regeneration von Eiweiß und Polysacchariden aus ihren Zerfallsprodukten hat uns hier noch die **Bildung des Fettes** in Samen zu beschäftigen. Wohl findet es sich auch in den Vegetationsorganen, und nach gewissen Angaben in der Literatur wäre zu vermuten, daß es auch in diesen als Fett oder nach vorheriger Spaltung in Glyzerin und Fettsäure wandere; daß aber die ganze Masse von Fett eines Samens als solche eingewandert sei, ist ausgeschlossen. Vielmehr sieht man zu den fetthaltigen Samen dieselben Stoffe

61) Pfeffer 1873 Monatsber. Berl. Akad. 780.

62) Balicka-Iwanowska 1903 Bull. acad. Crac. Godlewski 1903 Bull. acad. Crac. S. 313.

63) Zit. S. 248 Anm. 62. Lupinensamen enthalten viel Eiweiß, wenig Kohlehydrate (galaktosehaltige Reservezellulose). — Anaesthetica hemmen in Keimlingen gleichfalls die Asparaginbildung und NH_3 tritt unter Zerfall der Aminosäuren auf.

64) Smirnow 1923 Biochem. Zeitschr. **137** 1.

65) Schulze u. Godet 1909 Zeitschr. f. physiol. Chemie **61** 279.

66) Zaleski 1907 Ber. Bot. Ges. **25** 58 u. 360; 1911 Beih. Bot. Cbl. **27** (I) 63. (Vgl. auch S. 266.)

wandern, wie zu den fettarmen, also Kohlehydrate, oder z. B. bei der Olive Mannit, von dem auch sonst bekannt ist, daß er Kohlehydrate ersetzt. Auch finden sich in allen fettreichen Samen [67]) in der Jugend reichliche Mengen von Stärke, und erst im Moment der Reife tritt an ihre Stelle das fette Oel. Dies geschieht nicht in der Weise, daß man annehmen könne, die Stärke werde veratmet, in Wasser und Kohlensäure umgewandelt, und Fett wandere von außen ein; vielmehr muß das Fett aus der Stärke hervorgehen, und man sieht es tatsächlich auch an unreif abgetrennten Samen auftreten, bei denen eine Einwanderung von außen unmöglich ist. So wie wir früher bei der Keimung des Samens eine Verwandlung der Fette in Kohlehydrate konstatierten, so sehen wir jetzt, daß bei der Samenreife Stärke in Fett umgewandelt wird. Auch in Oelsamen, in denen infolge von Einquellen in Wasser sich Stärke aus Oel gebildet hatte, geht beim Wiederaustrocknen diese Stärke wiederum in Oel über. „Das Wasser ist eine Bedingung des Gleichgewichts im System Oel ⇆ Stärke“ [68]). Vom chemischen Standpunkt aus ist diese Verwandlung eine außerordentlich tiefgreifende: die Entstehung eines sehr sauerstoffarmen Körpers aus einem relativ sauerstoffreichen. Die Vorstellungen, die die Chemie sich von der Bildung von höheren Fettsäuren aus Kohlehydraten machen kann, mögen bei Neuberg und Arinstein nachgesehen werden: Durch die Tatsache, daß Butylgärungserregende Bakterien in Reinkultur aus Zucker Buttersäure ($C_4H_8O_2$), Kapronsäure ($C_6H_{12}O_2$), Kaprylsäure ($C_8H_{16}O_2$), Kaprinsäure ($C_{10}H_{20}O_2$) machen, durch den Befund ferner, daß im Stoffwechsel der genannten Bakterien Acetaldehyd auftritt, hat die auf Fitz zurückgehende Anschauung, daß aus Zucker zuerst Acetaldehyd entstehe, der sodann durch fortgesetzte Aldolkondensation, oder auch durch Kondensation von Acetaldehyd- und Brenztraubensäuremolekülen die lange C-Kette der höheren Fettsäuren bilde, neue Stützen gewonnen. — Aus der Beobachtung, daß gewisse Schlauchpilze (Endomyces) bei Zufuhr von Alkohol, Acetaldehyd, Aldol, der „Verfettung“ verfallen, schließen Haehn und Kinttof [69]), daß im Stoffwechsel dieser Pilze Alkohol zu Acetaldehyd oxydiert wird, dieser dann Aldol ($CH_3CHOHCH_2CHO$) bildet, aus welchem Körper sodann der ungesättigte Aldehyd der Sorbinsäure ($CH_3CH=CH-CH=CH-CHO$) hervorgeht. Drei Moleküle dieses, miteinander aldolisiert, könnten die C-Kette der Stearin- und Oelsäure, zwei Moleküle unter Vereinigung mit einem Molekül Aldol aber die C-Kette der Palmitinsäure bilden. Auch bei grünen Pflanzen kann Acetaldehyd der „Elementarbaustein“ der Fette sein, der bei diesen aus Zucker über Brenztraubensäure als Zwischenglied hervorgehen könnte. Nahe verwandt mit diesen Anschauungen sind die älteren von Curtius und Franzen [70]), daß sich aus dem von ihnen in grünen Blättern gefundenen Hexylenaldehyd durch Addition von Glykolaldehyd, der seinerseits aus Formaldehyd entstehen soll, und durch Reduktionen sowie Sauerstoffverschiebungen Fettsäuren bilden könnten. — Die Wahrscheinlichkeit, daß höhere, un-

67) Pfeffer 1872 Jahrb. wiss. Bot. **8** 485.
68) Lundegårdh 1914 Jahrb. wiss. Bot. **53** 421.
69) Lindner, Zeitschr. f. techn. Biol. **7—9**. Haehn 1921 ebenda **9** 217. 1923 Ber. Chem. Ges. **56** 439. Neuberg u. Arinstein 1921 Biochem. Zeitschr. **117** 269.
70) 1912 Ann. d. Chemie **390** 114.

gesättigte Aldehyde, deren höchste, im Blatt nachgewiesene Glieder mindestens der C_{18}-Reihe angehören, mit der Fettsynthese zusammenhängen, betont FRANZEN[71]) neuerdings wieder. — Ob man nun wirklich Acetaldehyd als Ausgangspunkt annehmen will oder keinen so weitgehenden Abbau des Zuckermoleküls postuliert[72]), jedenfalls müssen nach der Synthese der C-Kette Reduktionen von CHOH zu CH_2-Gruppen stattfinden, die sich WIELAND[73]) als eine Kette von aufeinanderfolgenden Wasserentziehungen und Wasserstoffanlagerungen vorstellt, nach folgendem Schema:

$$\text{-CHOH-CHOH-} \xrightarrow{-H_2O} \text{-CO-CH}_2 \xrightarrow{+H_2} \text{-C(H)(OH)-CH}_2 \xrightarrow{-H_2O}$$

$$\text{-CH=CH-} \xrightarrow{+H_2} \text{-CH}_2\text{-CH}_2\text{-}$$

Auf alle Fälle müssen zuerst die Fettsäuren und das Glyzerin gebildet werden; diese treten dann zu Fett zusammen[74]).

Fett in Bäumen. Auch in manchen Bäumen tritt oft reichlich Fett auf. FISCHER[75]) unterschied Stärke- und Fettbäume. Erstere, z. B. die Ulme, führen während des Sommers im Holz und in der Rinde reichlich Stärke, die im Winter im Holzkörper erhalten bleibt, in der Rinde aber verzuckert wird. Fettbäume sind solche, die im Sommer ebenfalls in Holz wie Rinde Stärke führen, im Winter aber schwindet bei ihnen nicht nur in der Rinde, sondern auch im Holz die Stärke, statt dieser tritt Fett auf, in der Rinde daneben auch Zucker (Kiefer, Fichte, Erle, Birke, bestimmte Weiden, Eberesche). Zwischen Fett- und Stärkebäumen stehen solche, bei denen die Stärkeauflösung im Winter nur unvollständig ist. Uebrigens führen typische Fettbäume auch im Sommer reichlich Fett.

Im einzelnen kann man sich auf Grund der Literaturangaben kaum ein genaues Bild von der Bedingtheit dieser Stoffwandlungen machen. Während es keinem Zweifel unterliegt, daß die Verzuckerung der Stärke unter dem Einfluß der winterlichen Kälte erfolgt, ist keine Einigung darüber vorhanden, inwieweit die Fettbildung durch äußere Faktoren bedingt wird und ob sie auf Kosten der schwindenden Stärke erfolgt, oder ob unbekannte Stoffe das Material zur Fettbildung geben. Eine Zeitlang nahm man mit NIKLEWSKI[76]) an, daß lediglich für die Umwandlung von Zucker in Stärke bzw. umgekehrt der Einfluß der Temperatur maßgebend sei, die Fettbildung sollte „aus inneren Gründen" in Abhängigkeit von der Vegetationsphase erfolgen und von der Kohlehydratwandlung verhältnismäßig unabhängig sein. WEBER[77]) schob dann auch für die Umwandlung von Stärke in

71) 1921 Zeitschr. f. physiol. Chemie **112** 301.

72) E. FISCHER (Faraday lect.) nahm Verkettung von Hexose- oder Hexose- und Pentosemolekülen behufs Fettsäurebildung an.

73) 1922 Ergebn. d. Physiol. **20** 477. Vgl. noch IVANOW 1912 Beih. Bot. Cbl **28** I 159.

74) In den Blättern immergrüner Bäume (Taxus u. a.) findet sich gelegentlich ein Körper, der schon als Fett angesprochen worden ist. In Wirklichkeit handelt es sich dabei um ein Sekret, das mit dem Alter der Blätter zunimmt. A. MEYER 1918 Ber. Bot. Ges. **36** 5.

75) 1890 Jahrb. wiss. Bot. **22** 73. Die Fettbildung soll erhöhten Kälteschutz bedingen. Fettbäume kommen vorwiegend in kälteren Gegenden vor. (Näheres bei ANTEVS.) — Nach TUTTLE (1919 Ann. of Bot. **33** 201) werden immergrüne Blätter im Spätherbst entstärkt und führen dann Oel (?). Temperaturerhöhung läßt Stärke regenerieren.

76) 1905 Beih. Bot. Cbl. **19** I 68.

77) 1909 Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien **118** I 967.

Zucker die Bedeutung innerer Faktoren in den Vordergrund. ANTEVS[78]) aber neigt, wie es schon FISCHER getan hatte, dazu, einen innigen Zusammenhang zwischen Stärkeschwund und Fettbildung in Fettbäumen anzunehmen, welche Stoffumwandlung durch ein Ineinanderspielen von äußeren und inneren Faktoren bedingt sein soll. Von äußeren Einflüssen, die die Ueberführung der Stärke in Fett auslösen, soll die Temperaturerniedrigung der wichtigste sein; in zweiter Linie kommt Wechsel des Wassergehaltes in Frage. Daß die äußeren Bedingungen um so einflußreicher sind, je stärker die Periodizität der klimatischen Bedingungen ausgeprägt ist, leuchtet ein[79]).

Auch in anderen Organen findet sich häufig eine winterliche Zuckerbildung. So ist z. B. für die Kartoffel[80]) schon lange bekannt, daß sie bei Temperaturen etwas oberhalb 0° süß wird. Daß diese Erscheinung weit verbreitet ist, so bei wintergrünen Laubblättern, hat LIDFORSS[81]) gezeigt. Ihre Bedeutung ist vielleicht in der Gefrierpunktserniedrigung des Zellsaftes zu suchen.

Außer in den angeführten Reservestoffbehältern finden sich namentlich auch in Früchten weitgehende Veränderungen der abgelagerten Stoffe; wir erwähnen an dieser Stelle nur die häufig auftretende Ueberführung von Stärke in Zucker, worauf das Süßwerden reifender Früchte beruht. Von den Veränderungen der Säuren und Gerbstoffe in den Früchten können wir hier nicht sprechen.

Wir haben nur eine geringe Anzahl von chemischen Substanzen ins Auge gefaßt, die Eiweißkörper, die aus ihrer Zerspaltung resultierenden kristallinischen N-haltigen organischen Stoffe, die Fette und Kohlehydrate. Daneben haben wir noch Phosphatide und Alkaloide gestreift, und mit den organischen Säuren werden wir uns nächstens beschäftigen. Es gehören keine eingehenden chemischen Kenntnisse dazu, um zu wissen, daß damit der Reichtum an organischen Verbindungen in der Pflanze auch nicht entfernt angedeutet ist. Man braucht nur an die Gerüche zu denken, die zahllosen Pflanzen eigentümlich sind, um sofort eine sehr große Gruppe von Stoffen weiter Verbreitung vor Augen zu haben: die ätherischen Oele, Harze etc. Weiter erinnern wir an die Farben, die namentlich in der Blütenregion in bunter Mannigfaltigkeit auftreten, aber auch in den Vege-

78) 1916 Ark. f. Bot. **14** 1. — Die Frage ist nicht recht spruchreif, da es sich der Kontrolle entzieht, ob die auf Grund mikroskopischer Betrachtung als Fett angesprochenen Massen wirklich solches sind. ANTEVS findet neben Fett auch einen fettähnlichen Körper, der an den Stoffumwandlungen teilnimmt, und zwar sowohl in Fett als auch in Stärke übergehen kann. — Vgl. noch LARKUM 1914 Diss. Göttingen.

79) Im Tropenklima scheint nach VOLKENS kein Fett als Reservestoff der Bäume aufzutreten. — Was den Kohlehydratstoffwechsel von Bäumen in Buitenzorg betrifft, so stellte SIMON (1914 Jahrb. wiss. Bot. **54** 71) fest, daß solche Bäume, die während längerer Zeit im Jahre kahl stehen, während dieser Ruhezeit viel Stärke verlieren, offenbar infolge von Atmung, die in diesem Klima nicht durch Wassermangel herabreguliert wird. Andere Bäume, die nicht längere Zeit ohne Blätter dastehen, zeigen dagegen während der Ruhezeit keine Abnahme von Kohlehydraten, führen vielmehr viel Stärke im Holz, außerdem Zucker wesentlich in der Rinde, während beim Austreiben Stärke in Zucker übergeht, der dann auch im Holz, in weit größerer Menge aber in der Rinde nachweisbar ist.

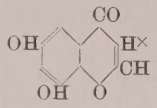
80) MÜLLER-THURGAU 1882 Landw. Jahrb. **11** 751.

81) LIDFORSS 1896 Bot. Cbl. **63** 33. — MIYAKE 1902 Bot. Gaz. **33** 321. LIDFORSS 1907 Lunds Univ. Årskr. N. F. 2 2 No. 13. BADALLA 1911 Ref. Bot. Cbl. **117** 456. KIRCHHOFF 1913 Diss. Göttingen (während nach LIDFORSS die Blätter in Nordeuropa im Winter ganz entstärkt werden, nach BADALLA in Piemont nur unvollständig, nehmen nach KIRCHHOFF die wintergrünen Blätter in Mitteldeutschland eine intermediäre Stellung ein.

tationsorganen nicht nur durch das Chlorophyll vertreten zu sein brauchen [82]).

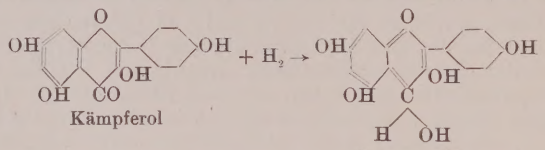
Hier sind zunächst zu nennen die Karotine und Hämatochrome (s. S. 178), sodann die **Anthocyane** (S. 5), denen wir ein paar Worte mehr widmen wollen.

Geht man von einem „kondensierten" Benzopyron (Chromon)ring aus,



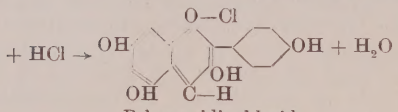
und ersetzt das $H^{\times}$ durch die Phenylgruppe C_6H_5, so gelangt man zu Flavonen, die als Glukoside oder Aglukone in den Pflanzen vorkommen, und die Grundsubstanz von goldgelben Pflanzenfarbstoffen sind, wie dem Chrysin in den Pappelknospen, dem Quercetin der Färbereiche usw. Von diesen Flavonen leiten sich nun die Anthocyane ab, die durch Wasserstoffanlagerung aus jenen hervorgehen. Auch die Anthocyane sind entweder als Glukoside in der Pflanze vorhanden, indem ihr Molekül ein oder zwei Zuckermoleküle in sich aufnimmt — als Zucker kommen in Frage Glukose, Galaktose, Rhamnose — solche glukosidische Anthocyane heißt man mit WILLSTÄTTER Anthocyanine — oder aber als Aglukone, sogenannte Anthocyanidine, die allerdings als Farbstoffe im Pflanzenkörper eine geringere Rolle spielen als die Anthocyanine.

Als Basen bilden sie mit HCl Farbsalze (Oxoniumsalze) z. B.:



Kämpferol

Pelargonidin
(Pseudobase, farblos)



Pelargonidinchlorid
(Farbsalz)

Ein Ansatz zu einer physiologischen Bewertung dieser Stoffe, deren ökologische Bedeutung allgemein bekannt ist, liegt nun zweifellos in dem Nachweis, daß auch in der lebenden Zelle solch eine Hydrierung von Flavonen zu Anthocyanen und der umgekehrte Vorgang vor sich gehen kann, so daß man annehmen darf, daß sich in der Zelle ein mit den Lebensbedingungen verschiebbarer Gleichgewichtszustand zwischen beiden einstellt, bald liegt das Gleichgewicht mehr nach der Flavon-, bald mehr nach der Anthocyanseite (s. auch S. 229). Ein Beispiel: In jungen Blättern bestimmter Polygonumarten ist ein Anthocyanin vorhanden, aus dem dann durch ein Enzym das Aglukon hydrolytisch abgespalten wird; dies geht in die farblose Pseudobase (s. das obere Formelbild) über und zwischen dieser Pseudobase und ihrer Oxydationsstufe stellt sich dann ein Gleichgewicht ein, das in diesem Fall von der Beleuchtung abhängt: Lichtzufuhr bedingt durch einen photochemischen, von der Temperatur unabhängigen Vorgang die Reduktion des Flavons zur Farbstoffpseudobase, Lichtentzug die Rückoxydation dieser zum Flavon, welch letzterer Vorgang durch Wärme katalysiert werden kann. — Uebrigens ist nicht jede Anthocyanbildung auf Hydrierung in der Zelle schon vorhandener Flavonole zurückzuführen: Die im Dunkeln erfolgende Rötung von Blüten der Victoria regia beruht auf einer Entstehung von Anthocyan aus einfacheren Stoffen, während vielleicht dann, wenn Licht zu solcher

82) Plastiden, welche den eigenartigen, ins Rötliche schimmernden Ton vieler Blätter, etwa bei Laichkräutern, zur Folge haben, nennt ROTHERT Intermediärplastiden.

Rötung farbloser Blüten nötig ist, die Hydrierung vorgebildeter Flavone vorliegt[83]).

Bemerkenswert ist, daß viele, allerdings nicht alle Anthocyanine zwar nicht durch Emulsin, wohl aber durch das in Pilzkulturen nachweisbare Enzym, besser Enzymgemisch[84]), Tannase, das hydrolysierbare Gerbstoffe spaltet, hydrolysiert werden, so daß angenommen werden darf, daß die in Blütenpflanzen (vgl. oben Polygonum) von NOACK nachgewiesene Anthocyaninspaltung auch auf Konto dieser Tannase zu setzen ist. Cyanin aus der Kornblume wurde z. B. derart gespalten, daß beide Glukosemoleküle abgetrennt wurden, und auch die Kinetik dieser Reaktion konnte durch Festlegung der Zeit, in der aus der gleichen Cyaninmenge durch verschiedene Tannasekonzentrationen dieselbe Cyanidinmenge abgespalten wurde, ermittelt werden: Die Reaktionsgeschwindigkeit war der Enzymmenge proportional; die Reaktion folgte dem monomolekularen Typus. — Auch Flavonglukoside werden von Tannase gespalten, der Benzopyronring aber nicht angegriffen. So wird Quercitrin in Zucker und Quercetin zerlegt. — Noch ein Wort über Beziehungen zwischen Anthocyanen und Gerbstoffen. FREUDENBERG zeigte, daß Phloroglucingerbstoffe und Anthocyane konstitutionelle Verwandtschaft zeigen, indem beide zu ähnlichen Kondensationsprodukten kondensiert werden können, nämlich Gerbstoffroten, die somit ein verbindendes Glied zwischen den beiden genannten Körpergruppen bilden. — NOACK fand, daß Cyanidinchlorid durch Erwärmen mit HCl und Formaldehyd ein gerbstoffähnliches Produkt ergibt[85]).

Schließlich nennen wir noch solche glukosidische Substanzen, denen viele Pflanzen ihre Gift- oder Heilwirkung verdanken. Wenn solche Stoffe[86]) in einer bestimmten Pflanze immer wieder in gleicher Weise auftreten, so müssen sie so gut wie Zucker oder Eiweiß Stoffwechselprodukte sein, und es muß auch bei ihnen die Frage erhoben werden: „wie bilden sie sich, was wird aus ihnen, und was für eine Bedeutung haben sie für die Pflanze"? (S. auch S. 39.) Wenn wir auf diese Fragen bei der Besprechung des Stoffwechsels der grünen Pflanze nicht eingegangen sind, so geschah das, weil die bisherigen Untersuchungen noch zu keinem, auch nur einigermaßen abschließenden Resultat gekommen sind. Von vielen der genannten Stoffe wissen wir, daß sie im Stoffwechsel der Pflanze nicht weiter verwendet werden, man kann sie somit als wertlose Endprodukte, als Abfallprodukte, betrachten[87]). Eine solche rein chemische Auffassung ist aber zweifellos einseitig. Auch die Zellmembran findet in der Mehrzahl der Fälle im „Stoffwechsel" keine weitere Verwendung, und dennoch wird sie niemand als „Abfallprodukt" betrachten wollen. Aehnliche Beispiele ließen sich noch in Menge beibringen; es folgt aus ihnen, daß auch

83) KURT NOACK 1918 Zeitschr. f. Bot. **10** 561; 1922 **14** 1. Vgl. auch die Zusammenfassung der Anthocyanchemie durch SCHROEDER 1917 Zeitschr. f. Bot. **9** 546. Oxydative im Gegensatz zu der oben entwickelten reduktiven Entstehung der Anthocyane vertritt u. a. JONESCO in den Compt. rend. 1921 u. 1922. — Ueber Absorptionsspektren der Flavonole: SHIBATA u. Mitarbeiter 1923 Acta phytochimica **1** 91.

84) Denn es vereinigt in sich die Eigenschaften von Esterasen und Glykosidasen. — Ueber Tannasedarstellung s. FREUDENBERG u. VOLLBRECHT 1921 Zeitschr. f. physiol. Chemie **116** 276. — Dem Präparat sind beigemischt Enzyme, die Rohrzucker, Zellobiose, Maltose, Stärke, Inulin, Quercitrin spalten, nach NOACK auch ein die Farbstoffkomponente angreifendes Enzym, das aber durch O_2-Entzug oder Säuren ausgeschaltet werden konnte. Ueber Anthochlore, d. h. gelbe Farbstoffe in Blüten, Früchten, vergilbten Blättern, vgl. KLEIN 1921 Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien **1** 130 237. Ueber die Mikrochemie der Gerbstoffe (Jodreaktion) vgl. noch SPERLICH 1917 Ber. Bot. Ges. **35** 69.

85) Ueber räumliche und zeitliche Beziehungen zwischen Stärke und Gerbstoffspeicherung vgl. G. BERTHOLD 1898—1904 Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. Leipzig. IRMEN 1923 Beih. Bot. Cbl. I **39** 152.

86) Zur Chemie der Glykoside vgl. BERGMANN 1922 Naturwissensch. **22** 9.

87) Vgl. v. d. WOLK 1920 Naturwissensch. Wochenschr. **19** 645. (Hier unter anderem die Exkretionstheorie des Blattfalls, sowie Angaben über giftige Wurzelsekrete.)

die sogenannte ökologische Bedeutung der Stoffe Beachtung fordert, und eine solche ist gerade für Riechstoffe, Farbstoffe, Alkaloide, Glukoside vielfach gesucht und mit geringerem oder größerem Glück auch gefunden worden. Ein Eingehen auf diese Seite unserer Frage würde uns hier zu weit führen.

---

14. Kapitel.

Stoffwechsel der Heterotrophen.

Wir verlassen jetzt die autotrophe Pflanze und wenden uns zur Betrachtung der heterotrophen; ihr geht in ihrer typischen Form das Vermögen, aus Kohlensäure Kohlehydrat zu bilden, nicht selten auch die Fähigkeit, aus Nitraten oder Ammoniak Eiweiß herzustellen, ab. Sie ist auf vorgebildete organische Substanz angewiesen — in der Natur also auf eine Nahrung, die von anderen, nämlich autotrophen Pflanzen herrührt. Der so definierte Gegensatz scheint indes schroffer, als er in Wirklichkeit ist. Denn einmal sind ja bei der autotrophen Pflanze in Beziehung auf Kohlenstofferwerbung nur ganz bestimmte Teile, die chlorophyllhaltigen, wirklich autotroph, während alle unterirdischen Organe, aber auch der Stamm, ferner alle wachsenden Teile, die Vegetationspunkte[1]), die Keimpflanzen, auf vorgebildete organische Substanz angewiesen, also heterotroph sind. Auch das Laubblatt, das spezifische Organ der autotrophen Ernährung, kann unter gewissen Bedingungen ausschließlich aus Assimilaten benachbarter Blätter aufgebaut werden[2]). Bei künstlicher Zufuhr von organischen Verbindungen ist es bisher nur in beschränktem Maße gelungen, ein Wachstum höherer Pflanzen im Dunkeln zu erzielen[3]). Niedere Pflanzen wachsen, auch wenn sie zur Kohlensäureausnutzung eingerichtet sind, doch häufig in Dunkelkultur auf Kosten von Glukose und Pepton oder anderen Stickstoffquellen ganz vortrefflich [gewisse Algen und Flagellaten[4])]. Die einen bilden dabei ihr Chlorophyll aus, wie bei Ernährung mit CO_2, andere nähern sich habituell bei ausschließlich organischer Nahrung durch Chlorophyllverlust („Apochlorose") den heterotrophen Pilzen [Euglena[5]), Chlorella variegata[6]) u. a.]

---

1) Ueber Kulturversuche isolierter Wurzelspitzen bei heterotropher Ernährung vgl. Kotte 1923 Beitr. z. allg. Bot. **2** 413. Vgl. auch Robbins 1922 Bot. Gaz. **73** 386.

2) Jost 1895 Jahrb. wiss. Bot. **27** 403.

3) Laurent 1903 Rev. gén. bot. **16** 14. Lefèvre 1906 Rev. gén. bot. **18** 145. Zaleski 1912 Biochem. Zeitschr. **43** 7.

4) Artari 1904 Jahrb. wiss. Bot. **40** 593. Pampaloni 1905 Annali bot. **2** 231. Richter 1911 Abh. z. intern. Revue d. ges. Hydrobiologie **2**. Pringsheim 1913 Beitr. z. Biol. **12** 49 (Cyanophyceen). Harder 1917 Zeitschr. f. Bot. **9** 145 (Cyanophyceen). Ueber die farblose, heterotroph im Meerschweinchendarm hausende Oscillaria caviae vgl. Simons 1920 Cbl. Bakt. II **50** 356. Ueber die Frage der Ausnutzbarkeit organischer Stoffe durch Moose s. E. Pringsheim 1921 Jahrb. wiss. Bot. **60** 499.

5) Zumstein 1899 Jahrb. wiss. Bot. **34** 149. Ternetz 1912 Jahrb. wiss. Bot. **51** 435. Pringshein 1913 Beitr. z. Biol. **12** 1.

6) Beijerinck 1904 Rec. trav. bot. néerl. **1** 14. Artari 1913 Jahrb. wiss. Bot. **52** 410.

Nicht selten geben schon Gestalt und Lebensweise der Pflanze Kriterien dafür ab, ob sie sich autotroph oder heterotroph ernährt. Da die Zerlegung der Kohlensäure an das Vorhandensein von Chlorophyll gebunden ist, so wird man aus dem Fehlen dieses Farbstoffes schon auf ein Bedürfnis des Organismus nach organischer C-haltiger Materie schließen können. In der Tat hat das Experiment bei der großen Mehrzahl von Bakterien und Pilzen diesen Schluß bestätigt. Andererseits erweckt das konstante Vorkommen eines Organismus in Substraten, die reich an organischer Substanz sind, den — allerdings experimenteller Bestätigung bedürftigen — Verdacht der heterotrophen Lebensweise, auch wenn Chlorophyll ausgebildet wird. Dann kann der C-Bedarf teilweise aus Kohlendioxyd, teilweise aus organischen C-Verbindungen gedeckt werden — sog. Mixotrophie [7]) —, oder es kann ein Bedürfnis nach organisch gebundenem Stickstoff, organisch gebundenem Schwefel, Phosphor oder anderen Aschenbestandteilen vorliegen, es braucht sich nicht immer um den Kohlenstoff zu handeln. Am auffallendsten ist es, wenn als Substrat ein lebendiger anderer Organismus, Tier oder Pflanze dient, wenn also die Lebensweise eine parasitäre ist. Ein ganzes Heer von Pilzen, doch auch vereinzelte höhere Pflanzen, z. B. Lathraea, Orobanche, zeigen auf diese Weise die heterotrophe Lebensweise an; auch fehlt ihnen meistens das Chlorophyll. Ein farbloser Parasit muß sich aber in seiner Ernährung offenbar ähnlich verhalten wie ein farbloses Organ, z. B. die Wurzel einer autotrophen Pflanze. Man sollte daher glauben, es sei zweckmäßig, an die Betrachtung der autotrophen Pflanzen gleich die der Parasiten anzureihen. In Wirklichkeit wissen wir aber gerade über die Ernährung dieser wenig und sind besser über das Verhalten gewisser Pilze und Bakterien unterrichtet, die auf toten organischen Stoffen vorkommen. Während die Parasiten meist auf ganz bestimmte Pflanzen, unter Umständen auf eine einzelne Spezies oder Sippe angewiesen sind, können viele Saprophyten — so nennen wir heterotrophe Organismen, die von totem organischen Material leben — mit höchst verschiedenen Substraten auskommen, und eignen sich deshalb zu einem näheren Studium der Nährstoffe, die ihnen das Leben ermöglichen. Mit solchen Pflanzen, speziell mit ihrem Bedürfnis an organischer C-haltiger Substanz, beginnen wir.

Das **Bedürfnis** der Schimmelpilze und Bakterien **an Aschensubstanzen** wurde früher schon berührt [8]). Sie bedürfen im wesentlichen der gleichen Stoffe, deren eine höhere Pflanze bedarf; ein Unterschied besteht hauptsächlich darin, daß viele Pilze ohne Ca auskommen, das die höheren Pflanzen nicht entbehren können [9]). Um die **C-Quellen** gewöhnlicher Schimmelformen zu studieren, stellen wir

7) Pringsheim 1914 Beitr. z. Biol. **12** 432.

8) Vgl. auch Waterman 1913 Versl. Kon. Akad. Wet. Amsterdam 1347.

9) Phosphor wird in der Nährlösung gewöhnlich als Phosphat geboten. Doch kann auch Nukleinsäure, Lecithin, Phytin, als Phosphorquelle verwendet werden. Phytin wird dabei durch Phytase in Inosit und H_3PO_4 gespalten. Auch die Zerlegung der anderen Phosphorquellen erfolgt enzymatisch (Dox 1911 Journ. biol. Chemie **10** 71; Jegoroff 1912 Zeitschr. f. physiol. Chemie **81** 231). — Der Schwefelgehalt wird meist durch Sulfate gedeckt. Ueber das Verhalten der Bakterien gegen Cystin vgl. Sasaki u. Otsuka 1912 Biochem. Zeitschr. **39** 908. Ebenda Angaben über Hydrierung des S zu H_2S. — Aus Chondroitinschwefelsäure wird durch Fäulnisbakterien Sulfat und Thiosulfat abgespalten, letzteres auch aus Taurin. Ob dabei „Sulfatasen" tätig sind, ist unbekannt (Neuberg u. Rubin 1914 Biochem. Zeitschr. **67** 82.

eine Nährlösung her, die neben Aschensubstanz etwa noch salpetersaures Ammoniak zur Deckung des Stickstoffbedarfes enthält, setzen ihr verschiedene C-haltige Stoffe zu und bringen einige Sporen von Aspergillus niger oder Penicillium glaucum darauf. Aus dem Gedeihen der Pilze können wir Rückschlüsse auf den Nährwert der C-Quelle machen, und z. B. mit Leichtigkeit feststellen, daß Zucker ein sehr guter Nährstoff ist, daß dagegen manche Säuren, wie Ameisensäure oder Oxalsäure, schlecht oder gar nicht zu ernähren vermögen. Umfassende Studien in dieser Hinsicht verdanken wir namentlich Pasteur, Nägeli, Reinke [10]), sowie zahlreichen neueren Forschern. Sie haben festgestellt, daß tatsächlich eine außerordentlich große Menge von C-Verbindungen den Schimmelpilzen als Nährstoffe dienen können, nämlich: Kohlehydrate, Alkohole, organische Säuren — und zwar aus der Fettreihe wie aus der Benzolreihe [Chinasäure [11])] —, Fette, Pepton, Eiweiß. — In der Befähigung, organische Kohlenstoffverbindungen zu assimilieren, bestehen weitgehende Differenzen unter den Schimmelpilzen. Um ein Bild von ihnen zu geben, werden wir einige Beispiele von wesentlich historischem Interesse anführen, in denen die Stoffe nach ihrem Nährwert in absteigender Folge angeordnet sind.

Nägeli [12]) gab für Schimmelpilze im allgemeinen folgende Reihe an: 1. Zucker, 2. Mannit, Glyzerin, Leucin, 3. Weinsäure, Zitronensäure, Bernsteinsäure, Asparagin, 4. Essigsäure, Aethylalkohol, Chinasäure, 5. Benzoesäure, Salicylsäure, Propylamin, 6. Methylamin, Phenol.

Pfeffer [13]) hat diese Reihe, späteren Erfahrungen entsprechend, in folgender Weise umgeordnet: 1. Zucker, 2. Pepton, 3. Chinasäure, 4. Weinsäure, 5. Zitronensäure, 6. Asparagin, 7. Essigsäure, 8. Milchsäure, 9. Aethylalkohol, 10. Benzoesäure, 11. Propylamin, 12. Methylamin, 13. Phenol, 14. Ameisensäure.

Eine Anführung weiterer Beispiele hat keinen Zweck, denn ein Vergleich der Resultate verschiedener Autoren ist zurzeit nicht erlaubt, da die Eignung der verschiedenen C-Quellen nicht immer mit gleichem Maße gemessen worden ist: Die einen Autoren verglichen die Erntegewichte, die auf verschiedenen Lösungen in der gleichen Zeit erzielbar waren, andere aber die erzielten Maximalgewichte ohne Rücksicht auf die Entwicklungsdauer; und doch verhalten sich eben in dieser Beziehung die verschiedenen Nährstoffe ganz verschieden: Auf Zucker lassen sich oft in kurzer Zeit hohe Ernten erzielen, auf Fett noch höhere, aber erst nach weit längerer Kulturdauer [14]). Sehr wichtig ist auch die Frage, ob ein Stoff mehr oder minder ökonomisch ausgenutzt wird, wie hoch also das Verhältnis von Ernte zu verbrauchtem Nährstoff sich stellt — doch können wir dieser Frage erst im nächsten Kapitel nähertreten [15]). Besonders ist auch die Reaktion des Substrates zu be-

10) Pasteur 1860 Annales chim. et phys. (3) **58** 323; 1862 ebenda **64** 106. Nägeli 1879 Ernährung der niederen Pilze (Bot. Mitt. **3** 395); 1882 Unters. über niedere Pilze. München und Leipzig. Reinke 1883 Unters. aus dem bot. Labor. Göttingen **3** 13. E. Pringsheim 1921 Abderhaldens Handb. biol. Arbeitsmethoden XI 2 377.

11) Ueber den Nährwert zyklischer C-Verbindungen vgl. Wagner, Zeitschr. f. Gärungsphysiologie **4** 289; Waterman 1915 Cbl. Bakt. II **42** 639; Bokorny 1920 Ref. ebenda **50** 246.

12) Nägeli 1882 zit. in Anm. 10. Neuere Erfahrungen zeigen, daß Mannit vielfach dem Zucker vorgezogen wird (Ritter zit. S. 303 Anm. 17).

13) Pfeffer, Physiologie **1** 372. Weitere solche Reihen bei Duclaux 1885 Compt. rend. Soc. biol.; 1889 Ann. Inst. Pasteur **3** 97 u. 413; Ekman 1911 Öfversigt af finska vetensk. Soc. Förh. **53** A No. 16; Went 1901 Jahrb. wiss. Bot. **36** 611 (Monilia).

14) Wehmer 1891 Bot. Ztg. **49** 232; ferner Flieg 1922 Jahrb. wiss. Bot. **61** 24.

15) Statt des Erntegewichtes kann in vielen Fällen auch eine physiologische Leistung, etwa Gärleistung (Kap. 16) als Maß für die Güte eines Nährstoffes dienen

achten. Viele Pilze, auch viele gärungserregende Bakterien[16]) lieben saure, die gewöhnlichen Fäulnisbakterien, oder Saprolegnia, alkalische Lösungen. Andere Pilze, wie Mucorineen, nehmen eine Mittelstellung ein[17]). In allen Fällen wirkt aber ein Uebermaß der freien Säure und des freien Alkalis entwicklungshemmend. Es sei erwähnt, daß die Reaktion der Lösung auch von den Stoffwechselprodukten der Pilze reguliert wird: Die Assimilation stickstoffhaltiger C-Quellen (Proteine, Aminosäuren usf.) pflegt mit einer Ammoniakabspaltung einzusetzen (die von jener in Anm. 15 genannten Ammoniakbildung infolge von hydrolytischem Abbau von Körpereiweiß scharf geschieden werden muß), und so kann das Wachstum auf sonst sehr guten Nährstoffen gehemmt werden, es sei denn, daß saure Stoffwechselprodukte das Ammoniak neutralisieren. Solche, und zwar in erster Linie organische Säuren der verschiedensten Art, werden von den Pilzen vornehmlich aus Kohlehydraten gebildet[18]). Die gleichzeitige Zufuhr von Stoffen, die alkalische Produkte einerseits, saure andererseits ergeben, ist aus diesem Grunde oft besonders günstig, und von derartigen Eigentümlichkeiten einer Nährlösung ist oft ihre Eignung weit mehr abhängig als etwa von der chemischen Konstitution der gebotenen Stoffe[19]). Im übrigen spielen, abgesehen von der Qualität der Nährlösung, auch spezifische Befähigungen in dieser Frage eine große Rolle. Die einen Pilze, etwa Aspergillus u. a. m., neigen dazu, ihre Nährlösung anzusäuern, andere, z. B. Cladosporium[20]), produzieren wenig Säure; der letztgenannte Pilz geht bei Ernährung mit Harnstoff bald zugrunde, weil er das aus diesem Nährstoff von ihm abgespaltene Ammoniak nicht zu neutralisieren vermag. Auch die Qualität des N-Materials hat Einfluß auf die Nährtüchtigkeit einer bestimmten C-Quelle[13]). Daß auch die Konzentration der Nährlösung von Wichtigkeit ist, versteht sich von selbst, doch haben viele Pilze eine wunderbare Fähigkeit, sich hohen Konzentrationen anzupassen, wie sie sich unter anderem auch bei keimenden Pollenkörnern wiederfindet[21]). Die Anpassung erfolgt in der Weise, daß der Innendruck der Zellen in dem Maße steigt, wie der Außendruck im Kulturmedium wächst (Kap. 2). — Umgekehrt wie diese Schimmelpilze verhalten sich manche Wasserbakterien, die an ganz schwache Zuckerkonzentrationen angepaßt sind[22]). Neben der osmotischen

(z. B. Franzen 1914 Zeitschr. f. physiol. Chemie **90** 311). Bei gewichtsmäßiger Ermittlung der Ernte ist darauf zu achten, daß sie keineswegs der gebildeten lebenden Substanz proportional gesetzt werden darf, da ältere Pilzdecken oft zum größten Teil aus toten Zellen bestehen. In alkalischen Nährlösungen macht sich vielfach nach einiger Zeit ein proteolytischer Abbau geltend, der mit Ammoniakansammlung in dem Nährsubstrat und Verringerung des Erntegewichtes parallel geht (z. B. Boas 1919 Ref. in Zeitschr. f. Bot. **11** 153; Brenner 1914 Cbl. Bakt. II **40** 555).

16) Für bestimmte Milchsäurebakterien gibt Euler ein p_H-Optimum von 3,1—3,4 an; für Brauereiunterhefe: $p_H = 5$ (1919 Zeitschr. f. physiol. Chemie **109**). Vgl. ferner Scheer 1922 Biochem. Zeitschr. **130** 535 u. 595 (Bact. coli); Vougt 1919 Zeitschr. f. techn. Biol. **7** 133 (Mycoderma); Tiegs 1919 Ber. Bot. Ges. **37** 496 (Penicill. fluitans verträgt bis 1,5 Proz. HNO_3). Ueber die Abhängigkeit farbloser Algen und Flagellaten von der Reaktion des Substrates s. Pringsheim zit. S. 304 Anm. 29.

17) Ritter 1913 Jahrb. wiss. Bot. **52** 351.

18) Auf die Bedingungen der Bildung und Ansammlung von Säuren kommen wir später zurück. Hier sei nur erwähnt, daß alle möglichen Säuren, einbasische Fettsäuren (Ameisensäure, Essigsäure), auch Glieder der Oelsäurereihe, einbasische Oxysäuren, wie Milchsäuren, Ketosäuren, wie Brenztraubensäure, Dikarbonsäuren, etwa Oxal- und Bernsteinsäure, ungesättigte, z. B. Fumarsäure (Emmerling; Ehrlich 1911 Ber. Chem. Ges. **44** 3737; Wehmer 1918 Angew. Bot. **16** 61), mehrbasische Oxysäuren, wie Aepfel-, Wein-, Zitronensäure, in je nach der Ernährung und Art des Pilzes außerordentlich wechselnder Menge entstehen. Auch Ueberführung der einen Säure in die andere, etwa von Fumar- in Aepfelsäure durch Wasseranlagerung, oder von Bernstein- in Aepfelsäure durch Oxydation und umgekehrt ist vielfach beobachtet worden.

19) Boas 1919 Ref. in Zeitschr. f. Bot. **11** 153.

20) Boas 1918 Ann. Myc. **16** 229.

21) Correns 1889 Ber. Bot. Ges. **7** 265. Molisch 1893 Sitzungsber. Wien **102** 423. — Ueber Wachstum und Fruchtkörperbildung von Aspergillaceen auf starken Zuckerlösungen: Bezssonof 1918 Ber. Bot. Ges. **36** 225 u. 646, u. 1920 Cbl. Bakt. II **50** 444. Ueber Salztoleranz bei Bakterien: Sperlich 1912 Cbl. Bakt. II **34** 406. Ueber epiphytische Rußtaupilze, die an starke Zuckerlösungen angepaßt sind: Neger 1918 Flora **110** 67.

22) Kohn 1906 Cbl. Bakt. **15** 690; **17** 446.

Wirkung kann dann noch eine Giftwirkung[23]) der Nährstoffe in Betracht kommen, und diese liegt bei verschiedener Konzentration: so pflegen 10 Proz. Alkohol Schimmelpilze im allgemeinen zu schädigen, während 2—4 Proz. meist ernährend wirken. Viel tiefer liegt das Maximum bei der Buttersäure, nämlich schon bei ca. 0,4 Proz. Auch hier verhalten sich begreiflicherweise verschiedene Organismen verschieden, und bei allmählicher Steigerung vermag schließlich eine Konzentration ertragen werden, die bei plötzlicher Einwirkung tödlich ist[24]).

Noch sei der Einfluß der Temperatur genannt[25]): die Maxima der Temperatur für das Wachstum von Penicillium liegen je nach dem Nährstoff verschieden hoch; auf Traubenzucker kommt seine Entwicklung bei 31°, auf Ameisensäure bei 35° und auf Glyzerin erst bei 36° zum Stillstand; bei einer höheren Temperatur besitzt also die Ameisensäure einen größeren Nährwert als die Glukose, während sie bei gewöhnlicher Temperatur die schlechteste, die Glukose die beste C-Quelle darstellt.

Aus den bisher genannten Studien geht hervor, daß eine große Anzahl von Verbindungen den Pilzen als Nahrung dienen können, daß sie aber einen ungleichen Nährwert besitzen. Es liegt also nahe zu fragen, wovon der Nährwert einer Verbindung abhängt. Nun, einmal von der betreffenden Verbindung selbst, dann aber vor allen Dingen auch von dem sich ernährenden Organismus. Der letztere Umstand springt besonders in die Augen, wenn wir die gewöhnlichen „Schimmelpilze", die man wegen ihrer Fähigkeit, sich mit den verschiedenartigsten Stoffen zu ernähren, als Omnivoren bezeichnen kann, mit den Spezialisten vergleichen, d. h. solchen Formen, die nach ihrer ganzen Lebensweise auf Ausnutzung bestimmter Stoffe angewiesen sind. So sind z. B. für Mycoderma aceti Alkohol und Essigsäure besonders gute Nährstoffe. Bact. perlibratum gedeiht nach Beijerinck[26]) mit Essig- und Aepfelsäure recht gut, vermag aber Weinsäure nicht zu assimilieren, während letztere viele andere Mikroben besser nährt[27]). Eurotiopsis Gayoni[28]) kann Milchsäure ausnützen, gedeiht aber mit Weinsäure und mit Zucker nicht.

Interessant sind in dieser Beziehung saprophytische Algen. Polytoma, eine farblose Chlamydomonade, ist auf Acetate (oder Butyrate) angewiesen, die ihr in natura als bakterielle Abbauprodukte von Eiweißkörpern zur Verfügung stehen. Zucker kann diese Fettsäuren nicht ersetzen; auch vermag der genannte Organismus, der Stärke als Reservestoff führt, diese nicht aus Zucker zu bilden[29]).

Die im Heu lebenden, und dessen Erhitzung bewirkenden Bakterien, wie B. calfactor[30]) ziehen Pentosen und Dextrine jeder anderen

23) Ueber Stoffe, die bei mäßiger Konzentration gut nähren, bei stärkerer aber schädigen, vgl. u. a. Waterman 1915 Cbl. Bakt. II 42 639.

24) Vgl. Meissner 1902 Akkommodationsfähigkeit der Schimmelpilze. Diss. Leipzig.

25) Thiele 1896 Temperaturgrenzen der Schimmelpilze. Diss. Leipzig.

26) Beijerinck 1893 Cbl. Bakt. 14 834.

27) Ueber den Nährwert organischer Säuren für pathogene Bakterien vgl. u. a. Braun und Cahn-Bronner Anm. 54; Wagner 1913 Cbl. Bakt. I 71 33 (Brenztraubensäure als Nährstoff für Bact. typhi).

28) Laborde 1897 Annales Inst. Pasteur 11 1.

29) E. Pringsheim 1921 Beitr. z. allgem. Bot. 2 88. Daselbst weitere Einzelheiten, sowie Angaben über die Ernährung farbloser Flagellaten (Chilomonas und Astasia). Daß auch chlorophyllführende Chlamydomonasarten Acetate lieben, gibt schon Treboux (1905 Ber. Bot. Ges. 23 436) an.

30) Miehe 1907 Die Selbsterhitzung des Heus. Jena. Ueber Verarbeitung von Pentosanen und Pentosen (Arabinose, Xylose) durch Penicillium und Aspergillus s. Fred 1922 Journ. of biol. Chem. 44 19. Ferner: Hawkins 1922 Ref. Cbl. Bakt. II 57 221 (Schimmelpilze auf faulenden Kartoffeln; auch Enzymfragen).

Kohlenstoffquelle vor. Ein bestimmtes Penicillium soll nach RAHN[31]) Paraffine als C-Quelle benützen, die den meisten anderen Organismen ganz unzugänglich sind. Als Bacterium oligocarbophilum hat BEIJERINCK[32]) einen Organismus beschrieben, der außer auf CO gerade auf die nur spurenweise in der Luft vorkommenden organischen Kohlenstoffverbindungen unbekannter Natur reflektiert[33]). Einen mit Rücksicht auf die C-Quelle fabelhaft genügsamen Pilz beschrieb später HARDER in Hyalopus heterosporus[34]). Endlich wird noch von Bakterien zu reden sein, die Methan, und sogar solchen, die Kohlensäure — und zwar ohne Chlorophyll und ohne Licht — verarbeiten. Kurz, jede in der Natur vorkommende Kohlenstoffverbindung wird von irgendeinem Organismus mit Vorliebe als Nährstoff verwendet. So ist es begreiflich, daß die Versuche NÄGELIS[35]), eine bestimmte Struktur der Kohlenstoffquelle als Ursache ihrer Assimilierbarkeit aufzufinden, fehlschlagen mußten oder höchstens für einen bestimmten Einzelorganismus zu einem Resultat führen konnten.

Elektion von Nährstoffen. Wenn nun auch eine große Reihe von Pilzen und Bakterien mit verschiedenartigen Nährstoffen auskommen können, so wissen sie doch zwischen diesen zu unterscheiden, und zwar oft in überraschend feiner Weise, der gegenüber die üblichen chemischen Reagentien als außerordentlich grob erscheinen. Wir denken dabei vor allem an die Tatsache, daß von zwei Körpern, die sich bei vollkommen gleicher Konstitution nur durch die räumliche Anordnung der Atome unterscheiden, der eine leicht, der andere schwerer oder auch gar nicht assimiliert wird. Das bekannte typische Beispiel für das Verhalten solcher „stereoisomerer" Körper wurde von PASTEUR[36]) entdeckt. Er kultivierte Penicillium in optisch inaktiver Traubensäure, die in wässeriger Lösung in Rechts- und Linksweinsäure zerfällt, und konnte nachweisen, daß zunächst nur die Rechtsweinsäure verzehrt wird. Aehnliche Beispiele sind seither zahlreich bekannt geworden[37]), und es hat sich gezeigt, daß viele, aber nicht alle Organismen bestimmte optisch aktive Stoffe bevorzugen. So existiert z. B. ein Bakterium, das sich gerade umgekehrt verhält wie Penicillium, das also die Linksweinsäure bevorzugt[38]), während Bacillus subtilis kein Unterscheidungsvermögen für die beiden optischen Antipoden zu haben scheint. Nachdem schon früher[39]) nachgewiesen worden ist, daß von den beiden cis-trans-isomeren Säuren Fumar- und Maleinsäure nur die erstere von Aspergillus und Penicillium assimiliert wird, während die letztere giftig wirkt, bringen neuerdings VERKADE

31) RAHN 1906 Cbl. Bakt. II **16** 382. SÖHNGEN nennt Bakterien und Mykobakterien, die Benzin, Petroleum, Paraffin über die Oxydationsstufe von Fettsäuren verarbeiten (1913 Cbl. Bakt. II **37** 595). Weitere Bakterien, die Paraffin- und Benzolkohlenwasserstoffe, Olefine, Naphthene angreifen, beschreiben TAUSZ u. PETER 1919 Cbl. Bakt. II **49** 497.

32) BEIJERINCK 1903 Cbl. Bakt. II **10** 33.

33) Vgl. auch KASERER 1906 Cbl. Bakt. II **16** 681.

34) 1915 Cbl. Bakt. II **42** 27. Vgl. auch GRIMM 1914 Cbl. Bakt. II **41** 647.

35) NÄGELI 1879 Ernährung der niederen Pilze. Bot. Mitt. **3** 395.

36) PASTEUR 1858—60 Compt. rend. **46** 617; **51** 298.

37) PFEFFER 1895 Jahrb. wiss. Bot. **28** 205. Zusammenfassung bei EMMERLING in LAFAR, Mykologie **1** 429.

38) PFEFFER 1895 zit. in Anm. 37.

39) BUCHNER 1892 Ber. Chem. Ges. **25** 1161.

und Söhngen[40]) weitere Angaben über den Nährwert cis- und transisomerer ungesättigter Säuren: die fumaroide Oelsäure wird assimiliert, die maleinoide, mit ihr isomere Elaidinsäure aber nicht. Dagegen werden weder Croton- noch Isocrotonsäure von den Pilzen verwertet, andererseits von carbozyklischen Säuren sowohl die Zimt- als die mit ihr isomere Allozimtsäure. Weiter seien noch die Milchsäuren und viele Zucker hier genannt, auf welch letztere wir noch bei anderer Gelegenheit zurückkommen. Was Aminosäuren betrifft, so fand Schulze[41]), daß die in natura vorkommende Modifikation zwar bevorzugt, die andere aber nicht verschmäht wird; der umgekehrte Fall ist, wie H. Pringsheim[42]) ausführt, nicht nachgewiesen. Inaktive Mischungen von d-l-Leucin oder d-l-Glutaminsäure können auch „symmetrisch" angegriffen werden[42]).

Ein tieferer Einblick in die Ursachen der ungleichen Verwendungsfähigkeit nahe verwandter und der gleichen Verwendung sehr differenter Körper dürfte erst dann zu erwarten sein, wenn wir in die Art der Assimilation der Nährstoffe Einsicht bekommen haben. Indes sind die Erfahrungen mit stereoisomeren Körpern noch in anderer Hinsicht lehrreich. Sie zeigen nämlich, wie vortrefflich das Wahlvermögen der Pilze ausgebildet ist. Aber nicht nur zwischen Rechts- und Linksweinsäure, auch zwischen ganz anderen Stoffen weiß Aspergillus zu unterscheiden. So nimmt er aus einer Nährlösung, die neben viel Glukose auch etwas Glyzerin enthält, zunächst nur den besseren Nährstoff, die Glukose, auf. Durch die Gegenwart von Glukose[43]) wird also das Glyzerin vor dem Verbrauch geschützt. Der umgekehrte Fall trifft aber nicht zu; die kleinsten Spuren von Glukose werden auch bei Gegenwart von viel Glyzerin begierig aufgesogen. In ähnlicher Weise wird, wie Pfeffer[38]) zeigte, Glyzerin durch Pepton, Milchsäure, nach Knudson auch Gallussäure[44]), durch Glukose geschützt. Den anderen Fall, daß zwei gleichzeitig gebotene C-Quellen gegenseitig ihren Verbrauch steigern, fand Flieg[14]), als er Aspergilluskulturen gleichzeitig Zucker und Fett bot.

Aehnliches fand Butkewitsch bei gleichzeitiger Darbietung von Zucker und Zitronensäure[45]).

Betrachten wir nun das **Stickstoffbedürfnis** der heterotrophen Pflanzen. Wir setzten bisher im allgemeinen in den Nährlösungen den Stickstoff in Form von salpetersaurem Ammoniak voraus und haben somit konstatiert, daß der Stickstoff in anorganischer Bindung assimiliert werden kann. Das trifft aber nicht allgemein zu. Gewisse Pilze sind auch in Beziehung auf ihren N-Bedarf heterotroph, sie verlangen entweder Eiweiß, Aminosäuren, Säure-

40) 1920 Cbl. Bakt. II **50** 81. Noch sei folgendes erwähnt: Methylierung vernichtet den Nährwert; weder Mesakon- noch Citrakonsäure nähren. Gleiches gilt für Methylbernsteinsäure. — Säuren mit „schwebender Doppelbindung" (Glutakon-, Aconitsäure) sind Nährstoffe.

41) 1886 Zeitschr. f. physiol. Chemie **10** 138.

42) 1910 Zeitschr. f. physiol Chemie **65** 96; vgl. auch Abderhalden u. Glaubach 1922 Fermentforschung **6** 348. Hammarsten S. 108 zit. in Anm. 4 auf S. 4 (Cystin).

43) Otto (zit. Anm. 72) findet, daß auch Zellulose Glyzerin schützt.

44) Hefe spaltet Anthocyan und nutzt den darin steckenden Zucker aus, aber nur bei Abwesenheit von Zucker in der Lösung. Dieser schützt also jenes. Kurt Noack 1922 Zeitschr. f. Bot. **14** 1. Knudson zit. S. 312 Anm. 76. Ueber Ausnutzung von Tannin durch Aspergillus: Koch 1916 Cbl. Bakt. II **45** 107.

45) 1922 Biochem. Zeitschr. **131** 327.

amide etc., oder sie gedeihen wenigstens besser mit solchen Verbindungen, als mit anorganischen. Auf der anderen Seite gibt es aber auch Organismen, die besser mit anorganisch als mit organisch gebundenem Stickstoff auskommen.

Bei den vorzugsweise N-heterotrophen wie auch bei den vorzugsweise N-autotrophen Formen erhebt sich die weitere Frage, ob sie eine bestimmte Stickstoffverbindung den anderen für sie in Betracht kommenden vorziehen. Eine exakte Beantwortung zu geben, ist auf Grund der sehr ausgedehnten, aber oft widerspruchsvollen Literatur nicht einmal für den meistuntersuchten Pilz (Aspergillus niger) möglich; noch viel weniger gelingt es, allgemeine Regeln aufzustellen. Immerhin scheint es auch heute noch erlaubt zu sein, die Pilze und Bakterien im Anschluß an Beijerinck und Fischer[46]) nach ihrer vorzüglichsten N-Quelle in eine Anzahl von Klassen zu bringen. Nur darf man nicht glauben, mit der Einrangierung eines Organismus in eine dieser Klassen eine allgemeingültige Tatsache auszusprechen. Der Nährwert einer Stickstoffquelle ist von mancherlei Nebenumständen abhängig, so z. B. von der Reaktion der Nährlösung und von der gleichzeitig gebotenen Kohlenstoffquelle. Da Kulturen, in denen der Stickstoff als Nitrat gegeben ist, allmählich alkalisch zu werden pflegen, so werden Pilze, die Säuren im eigenen Stoffwechsel zu produzieren vermögen, auf ihnen besser gedeihen als andere, denen diese Eigenschaft nicht zukommt. Letztere werden aber eventuell mit Nitrat auskommen, wenn man künstlich das auftretende Alkali bindet. Umgekehrt werden ammoniumhaltige Nährlösungen gewöhnlich sauer, und da verschiedene Pilze Säuren in ganz verschiedenem Maße ertragen können, so wird hier der „Nährwert“ der Stickstoffquelle durch den Nebenumstand der Resistenz gegen Säure bestimmt[47]). Um zwei Beispiele für den Einfluß der Kohlenstoffquelle auf die Stickstoffverwertung zu geben, erwähnen wir, daß nach Went[48]) Monilia sitophila Tyrosin als N-Quelle allen anderen Aminosäuren vorzieht, wenn sie mit Zucker ernährt wird, bei Ernährung mit Glyzerin aber Alanin ebensogut ist und daß in Versuchen A. Fischers[49]) Bact. coli und pyocyaneum bei Gegenwart von Glukose mit Nitrat auskommen konnten; war aber Glyzerin statt Glukose gegeben, so gedieh nur noch B. pyocyaneum mit Nitrat, während B. coli dann unbedingt Ammoniak zur Deckung seines N-Bedarfes beanspruchte.

Diese Vorbemerkungen schränken den Wert der nun folgenden Klassifizierung sehr ein. Nach der günstigsten Stickstoffquelle können wir die Pilze und Bakterien folgendermaßen einteilen:

1. Nitrogenorganismen: sie ziehen den elementaren Stickstoff der Luft jedem anderen N-Material vor. Ueber sie wird im Kap. 18 berichtet.

2. Nitratorganismen: sie gedeihen mit Salpetersäure ebensogut oder nicht wesentlich schlechter [vgl. dazu Ritter 1911[47])] als mit anderen Verbindungen. Hierher gehören von Schimmeln: Cladosporium herbarum, Alternaria tenuis, verschiedene Mucorineen, Aspergillaceen[50]), Monilia candida[51]); von Bakterien: Faecesbakterien[52]), Bact. pyocyaneum, fluorescens u. a.

3. Nitritorganismen: Viele Pilze, wohl alle, die Nitrate assimilieren, verwerten auch Nitrite. Man vgl. auch die Angaben von

46) Beijerinck 1890 Bot. Ztg. **48** 766. Fischer 1903 Vorlesungen über Bakterien. 2. Aufl. S. 96. Jena.

47) Ritter 1909 Ber. Bot. Ges. **27** 582 u. 1911 **29** 570, u. 1914 Biochem. Zeitschr. **60** 370. Wehmer 1914 ebenda **59** 63. Boas zit. S. 303 Anm. 19.

48) 1901 Cbl. Bakt. II **7** 544.

49) A. Fischer 1897 Vorl. über Bakterien S. 53. Jena. S. auch Anm. 54.

50) Ueber Mucor: Hagem 1910 Vid. Selsk. Skr. No. 4. Ueber Aspergillus u. a. Laurent 1889 Ann. Inst. Pasteur **3** 368. Nach Ritter (1914 zit. Anm. 47) wirkt bei Aspergillus niger freie HNO_3 in ganz schwacher Konzentration besonders gut, weil dann kein nutzbarer C als Oxalsäure festgelegt wird (Kap. 15).

51) Went 1901 Jahrb. wiss. Bot. **36** 611 (auch im Cbl. Bakt. II **7** 541).

52) Jensen 1898 Cbl. Bakt. II **4** 401.

Winogradsky und Raciborski[53]) (Cylindrotrichum), Brenner[15]) und Kossowicz[53]). Bedingung ist alkalische Reaktion der Lösung, da freie salpetrige Säure giftig wirkt.

4. Ammoniakorganismen: Manche von ihnen zeigen auch mit Nitraten Entwicklung, aber sie werden doch durch Ammoniak sehr viel mehr gefördert. Hierher gehören z. B. Eurotiopsis, Soorpilz, viele Hefen, Bacillus subtilis, Bact. coli, paratyphi B[54]), Polytoma[55]).

5. Amidoorganismen[56]): Bact. paratyphi A, typhi, Ruhrbakterien[54]), Chilomonas[55]), Rhizopus oryzae gedeihen mit Asparagin besser als mit NH_3.

6. Peptonorganismen[57]): Mit Asparagin oder Ammoniak tritt kaum ein Wachstum ein; auch Eiweiß kann das Pepton nicht ersetzen. Bac. anthracis, Bact. proteus; Milchsäurebakterien, Astasia[55]).

7. Eiweißorganismen: Micrococcus gonorrhoeae und Bact. diphtheriae verlangen Eiweiß, kommen auf Pepton oder anderen N-Substraten nicht aus; sie leben freilich auch in der Natur nur als Parasiten und gehören, streng genommen, nicht hierher.

Ueber den Vorgang der Eiweißbildung aus einfacheren Stickstoffverbindungen ist wenig bekannt. Nitrate werden dabei zu Nitriten, diese zu Ammoniak reduziert, dann bildet sich Aminostickstoff, wie Kostytschew und Tswetkowa[58]) bewiesen, indem sie Decken von Aspergillus oder Mucor auf NO_3- bzw. NO_2-haltige Zuckerlösungen legten und dann schon nach wenigen Stunden die genannte Umwandlung in der Lösung beobachteten. Bei solchen Versuchen war Ammonbildung durch Desaminierung sicher ausgeschlossen. Die Aminosäuren treten dann zu Eiweiß zusammen. In dem Umstand, daß Amide [Harnstoff,

---

53) Winogradsky 1899 Cbl. Bakt. II 5 342. Raciborski 1906 Bull. Acad. Cracov. 733. Kossowicz 1912 Zeitschr. f. Gärungsphys. 2 55.

54) Näheres bei Kisch 1918 Cbl. Bakt. I Orig. 82 28 und zumal Braun u. Cahn-Bronner 1921 ebenda 86 1, 196, 380. (Verschiedene Stämme verhalten sich verschieden; bei O_2-Mangel werden alle die genannten Bakterien der Coligruppe zu Amido- oder sogar Peptonorganismen.)

55) Pringsheim zit. S. 304 Anm. 29.

56) Ueber das unterschiedliche Verhalten verschiedener Aminosäuren vgl. die unter Anm. 63 zit. Literatur. — Ueber den Nährwert von Aminen vgl. Brenner Anm. 15. Hydroxylamin nährt Pilze mäßig gut. Hexamethylenamin ist nach Tereg für Pilze und Bakterien eine gute N-Quelle (Flora 1918 10 270). Nach Ehrlich (1912 Mitt. landw. Inst. Breslau 6 705) nähren primäre Amine Pilze und Hefen gut und werden dabei unter NH_3Abspaltung in Alkohole übergeführt. Auch Betain (Koch 1919 Biochem. Zeitschr. 94 139) und Hordenin, desgleichen viele Alkaloide sind gute N-Quellen für viele Mikroben. Harnstoff und Hippursäure werden ebenfalls vielfach als N-Quelle verwendet. Harnstoff wird verseift, Hippursäure in Benzoesäure und Glykokoll (z. B. von Mucor nach Hagem Anm. 50) zerlegt. Ueber Bakterien, die Harn- und Hippursäure als alleinige C- und N-Quelle verwenden, s. Stapp 1920 Cbl. Bakt. II 51 1.

57) Beijerinck 1901 Archives néerland. (2) 6 212. Natürlich werden auch Peptone vor der Assimilation mehr oder minder weit abgebaut; beachtenswert ist die Regulierbarkeit dieses Vorganges: Bildet der Pilz Oxal- oder andere Säuren, oder setzt der Experimentator solche zu, so erfolgt der Abbau unter starker NH_3-Ansammlung. Andernfalls sammeln sich im wesentlichen Aminosäuren an. Ueber den Einfluß des Sauerstoffes vgl. Kap. 16. Butkewitsch 1903 Jahrb. wiss. Bot. 38 147.

58) 1920 Zeitschr. f. physiol. Chemie 111 171. Ueber Reduktion von Nitraten durch „Aktivierung" des H_2 der C-Quelle durch Bakterien vgl. Kläser 1914 Cbl. Bakt. II 41 365. Ueber Reduktion von Nitrobenzol über Nitrosobenzol (nicht über Azoderivate) zu Anilin durch Hefe s. Neuberg und Welde 1914 Biochem. Zeitschr. 60 472 u. 67 18.

Acetamid[59])] und Aminosäuren[60]) erst gespalten werden, und nun das entstehende Ammoniak als N-Quelle Verwendung findet, darf man nichts finden, was gegen diese Vorstellung spräche. Eiweiß kann ja nur aus vielen verschiedenartigen Aminosäuren gebildet werden; wenn aber nur eine geboten wird, so muß diese erst abgebaut werden, um die Entstehung der vielen zu ermöglichen. Dementsprechend kann man aus der Tatsache, daß manche Mikroorganismen komplizierte N-haltige Substanzen fordern und daß solche bei anderen wenigstens besser wirken als Ammoniakverbindungen, nicht den Schluß ziehen, sie wären außerstande Aminosäure, Pepton oder Eiweiß selbst aufzubauen; vielmehr ist es wahrscheinlich, daß auch die Pepton- und Eiweißorganismen die ihnen zusagende Nahrung zuerst abbauen. Diese Annahme wird für Pilze um so wahrscheinlicher, als selbst die höchst entwickelten Tiere nach Abderhalden[61]) stets einen solchen Abbau des Nahrungseiweißes zu vollziehen scheinen. Ueberall müßte es demnach möglich sein, das Eiweiß durch ein passendes Gemisch von Aminosäuren zu ersetzen. Zaleski findet denn auch, daß bei Gegenwart einer guten C-Quelle Ammon besser nährt als eine einzige Aminosäure, vermutet aber, daß ein passendes Aminosäuregemisch noch günstiger sein wird[62]).

Aus allem geht hervor, daß auch die Frage nach einer guten Kombination von C und N nicht generell beantwortet werden kann. Czapek[63]) hat nachzuweisen versucht, daß die Aminosäuren durch Aspergillus bei Gegenwart von Glukose besser verarbeitet werden als Pepton, und Puriewitsch[64]) suchte diese These durch den Nachweis zu bekräftigen, daß der zur Erzielung eines bestimmten Erntegewichtes erforderliche Energieverbrauch, gemessen an der Atmungskohlensäure, am geringsten ist bei Ernährung mit Zucker und Aminosäuren. Es ist aber gar nicht daran zu denken, daß damit ein allgemeingültiges Gesetz gewonnen sei. Beijerinck[65]) fand z. B. für Bac. cyaneofuscus Pepton allein (als C- und N-Quelle) ungleich besser wie Asparagin und Glukose, und Went[51]) konstatierte bei Monilia, daß, bei Glukose als C-Quelle, Pepton allen anderen Stoffen überlegen ist; mit Asparagin wurde z. B. nur der dritte Teil der Gewichtsvermehrung erzielt, den Pepton gab, und Leucin war sogar schlechter als Kaliumnitrat!

Die Fähigkeit, mit dem verschiedenartigsten organischen Material auszukommen, in Verbindung mit dem außerordentlichen Anpassungs-

59) Shibata 1904 Beitr. z. chem. Phys. u. Path. **5** 384.

60) Raciborski 1906 zit. in 53 Einzelheiten über den Abbau der Aminosäuren siehe bei H. Pringsheim 1913 Hdwb. d. Naturwiss. **4** 533. Gewisse Pilze verwandeln Aminosäuren teilweise in die entsprechenden Oxysäuren unter NH_3-Abspaltung, teilweise in den um ein C-Atom ärmeren Alkohol. So kann Tyrosin zur Hälfte in Oxyphenyläthylalkohol, zur anderen in Oxyphenylmilchsäure übergehen unter Entwicklung von CO_2 und NH_3. Oidium lactis, für das alle Aminosäuren gute Nährstoffe bei Zuckerzusatz sind, verwandelt sie in die zugehörigen Oxysäuren, z. B. Tryptophan in Indolmilchsäure, Phenylalanin in Phenylmilchsäure usw., wobei sonst nicht bekannte stereoisomere Modifikationen entstehen. Ueber den Uebergang von Aminosäuren in Amine vgl. auch E. Pringsheim zit. S. 304 Anm. 29.

61) Abderhalden 1912 Synthese der Zellbausteine in Pflanze und Tier. Berlin. Ueber Eiweißsynthese bei Pilzen: Ehrlich 1911 Biochem. Zeitschr. **36** 477. Puriewitsch 1912 ebenda **38** 1.

62) 1914 Ber. Bot. Ges. **32** 479.

63) Czapek 1902 Beitr. z. chem. Phys. u. Path. **1** 538; **2** 557; **3** 47.

64) 1912 Biochem. Zeitschr. **38** 1. — Auch für bestimmte Volvocineen soll die Kombination Traubenzucker plus Aminosäuren optimal sein. Artari 1913 Jahrb. wiss. Bot. **52** 410.

65) Beijerinck 1891 Bot. Ztg. **49** 705. Vgl. weiter Raciborski 1903 Anz. Akad. Wiss. Krakau **7** 33; Hagem Anm. 50; Brenner Anm. 15. Boas (1918 Biochem. Zeitschr. **86** 110), der im allgemeinen, wie es früher schon Loew tat, die NH_4-Salze für die optimale N-Quelle für Pilze hält.

vermögen an verschiedene Konzentrationen, bedingt die Ubiquität der Schimmelpilze und biologisch verwandten Pflanzen. In erster Linie sind es tote pflanzliche Gewebe oder Pflanzensäfte, die ihnen die Existenz ermöglichen, und so sehen wir denn auch abgefallene Blätter, Zweige und namentlich Früchte sich alsbald mit einer Pilzdecke überziehen, wenn nur genügende Feuchtigkeit geboten ist. Aber auch tote Tiere sowie die tierischen Exkremente fallen den Pilzen anheim, sofern (wie das in Pflanzenteilen gewöhnlich der Fall zu sein pflegt), eine saure Reaktion vorhanden ist; bei alkalischer Reaktion dominieren dagegen Bakterien. Unter dem Einfluß dieser Mikroorganismen beginnt eine (später noch genauer zu verfolgende) Zersetzung der Ueberreste höherer Organismen, die auch vielfach zur Bildung von Humus führt. Der Humus seinerseits ist wieder die Wohnstätte für eine ganze Anzahl von Pilzen, aber auch von Phanerogamen, die nach Art von Monotropa und Neottia durch Chlorophyllmangel ihre heterotrophe Ernährung kundgeben. Sehen wir von den Phanerogamen ab, deren kompliziertere Ernährungsverhältnisse uns noch später beschäftigen werden, so steht jedenfalls für zahllose Hutpilze fest, daß sie die nötigen organischen Substanzen im Humusboden vorfinden; aber was das im einzelnen für Stoffe sind, wissen wir nicht. Daß die „Humussubstanzen" für Schimmelpilze und Bodenbakterien nur als N-Quellen und nicht als C-Quellen in Betracht kommen, haben Reinitzer und Nikitinsky[66]) gezeigt. Uebrigens ist nur ein Teil des „Humusstickstoffes" assimilierbar. Die Möglichkeit, daß einzelne „Spezialisten" doch auch den Kohlenstoff der Humine assimilieren, ist durch diese Untersuchungen nicht ausgeschlossen worden, und in der Tat hat man festgestellt, daß gewisse Bakterien (Harnstoffbakterien) diese Fähigkeit besitzen[67]).

Enzyme heterotropher Organismen. Was nun im Humus, außer den Huminen, noch für andere organische Substanzen enthalten sind, darüber ist nicht viel bekannt[68]), und wenn man aus ihm mit gewöhnlichen chemischen Lösungsmitteln keine brauchbaren Nährstoffe extrahieren kann, so beweist das nur wenig, denn viele Pilze sind imstande, durch ausgeschiedene Enzyme lösende Wirkungen außerhalb ihrer Zellen auszuüben. Das sind zum Teil wieder dieselben Enzyme, die wir schon kennen, namentlich Diastase und zuckerspaltende Enzyme, ferner Zellulase, Lipase, Proteasen[69]). An diesen Pilzenzymen ist eine Reihe von interessanten Beobachtungen angestellt worden, von denen wir an dieser Stelle nur auf einige eingehen. In höheren Pflanzen finden wir Zellulasen (Hemizellulasen) nur dann, wenn es sich um die Lösung von Reservezellulose handelt; die Zellulose der gewöhnlichen Zellwände bleibt bei ihnen, einmal gebildet, vollständig intakt; sie wird auch nicht vor dem Laubfall gelöst und resorbiert, es geht also der höheren Pflanze mit den abfallenden Blättern und Aesten eine Unmenge von organischer Substanz verloren. Auch viele Pilze vermögen nur solche leicht

66) Reinitzer 1900 Bot. Ztg. 58 59. Nikitinsky 1902 Jahrb. wiss. Bot. 37 365.

67) Christensen 1910 Cbl. Bakt. II 27 336.

68) Shorey 1913 U. S. Dep. of Agric. No. 88. Zit. nach Miehe 1918 Flora 111/112 443. Im „Humus" sind Diaminosäuren, Purinkörper, Amino-, auch eine Nukleinsäure nachweisbar.

69) Zahlreiche andere Enzyme bei Monilia, vgl. Went 1901 zit. in Anm. 51.

löslichen Hemizellulosen anzugreifen[70]), bei anderen aber, und zwar nicht nur denen, die als „Spezialisten" auf Holz leben, wie Merulius lacrimans, dem gefürchteten Hausschwamm, und sonstigen Holzzerstörern[71]), sondern auch bei gewöhnlichen Pilzen hat man die Fähigkeit, echte Zellulose zu lösen, konstatiert[72]). Vielfach geschieht das offenbar nur, um dem Pilz Eintritt in das Zellinnere zu verschaffen; die Lösung der Wand ist Nebensache, Hauptsache ist der Gewinn von Zellinhaltstoffen, wie Stärke etc. In anderen Fällen aber lebt der Pilz hauptsächlich von der Zellulose und hat dann sogar die Fähigkeit, verholzte Wände auszunutzen, indem er durch ein besonderes Enzym zuvor eine Spaltung in Zellulose und „Holzstoff" bewirkt[73]). Die Zellulose wird assimiliert, der Holzstoff bleibt übrig[74]). In der Tätigkeit dieser Pilze haben wir einen Modus der Zerstörung der Zellulose in der Natur vor uns, auf einen anderen kommen wir in Kap. 16 zu sprechen. Ohne solche Zerstörungen müßte unsere Erde überall mit dicken Lagen von Zellulose bedeckt sein.

Eine andere Beobachtung betrifft die Ausscheidung der Diastase. Viele Pilze und Bakterien scheiden Diastase aus den Zellen aus[74]); nur so können sie sich Stärke, die in ihrer Umgebung vorliegt, nutzbar machen. Diese Diastasesekretion hängt aber in maß-

70) Schellenberg 1908 Flora **98** 257.

71) Möller 1907—1921 Hausschwammforschungen **1—7**. Jena. Falck 1913 Mykol. Unters. **1** 1 und 47 und 67. Wehmer 1915 Beitr. z. Kenntnis einheimischer Pilze. Jena. 1916 Ber. Bot. Ges. **34** 82; 1921 Cbl. Bakt. II **52** 339. Duysen 1918 Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde Berlin 177. Neuberg u. Cohn 1921 Biochem. Zeitschr. **122** 204 (Acetaldehyd im Stoffwechsel von Merulius). Hasenöhrl 1921 Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien **130** 479. Nachtr. Anm.: Pringsheim 1923 Ber. Chem. Ges. **56** 2095.

72) Vgl. Iterson 1904 Cbl. Bakt. II **11** 689. Jones 1905 Cbl. Bakt. II **14** 257. Otto 1916 Beitr. z. allg. Bot. **1** 190.

73) Die Chemie der Verholzung ist in vielen Punkten kontrovers. Verholzte Zellwände enthalten (nach Heuser 1923 Ber. Chem. Ges. **56** 902) außer den durch hydrolysierende Mittel zu entfernenden Kohlehydraten (Zellulose, Pentosane) das Lignin, einen Körper, den manche Forscher der Fettsäurereihe zurechnen, der aber doch wohl sicher aromatischer Natur ist. Der Ligningehalt beträgt ca. 30 Proz. [Schmidt kommt zu höheren Zahlen: 37 Proz. im Kiefernholz, 46 im Buchenholz. 1921 Ber. Chem. Ges. **54** 1860 3241; 1923 **56** 23 und 1438. Hier Angaben über Befreiung der Zellulose von Lignin (Inkrusten) mittels Chlordioxyds, das auch mikrochemisch brauchbar ist (Duysen 1921 l. c. **54** 3241).] Bei Kalischmelze verholzter Zellwände geht die Zellulose wesentlich in Oxalsäure, das Lignin in Protokatechusäure, diese in Brenzkatechin über. Das Ligninmolekül enthält voraussichtlich einen Benzolkern mit oxydierten Seitenketten. Nach Klason besteht Kiefern-

holzlignin aus Koniferylaldehyd: $C_6H_3\begin{cases}CH-CHOH\\OCH_3\\OH\end{cases}$, der zu Acroleinlignin (α-Lignin) kondensiert ist, sodann aus Carboxylolignin (β-Lignin), das keine Acrolein-, sondern wohl eine Acrylsäuregruppe enthält. — Acrolein: $H_2C=CH-C\begin{cases}H\\OH\end{cases}$ d. h. ein ungesättigter Aldehyd; Acrylsäure: $H_2C=CHCOOH$, das jenem Aldehyd entsprechende einfachste Glied der Oelsäurereihe. — Die dem Botaniker geläufigen Ligninreaktionen sind an den Acroleinkomplex gebunden (1920 Ber. Chem. Ges. **53** 1864, und 1923 **56** 300). Hier auch Spekulationen über Entstehung von Koniferylalkohol in den Blättern, glukosidische Bindung an Zucker, Wiederabspaltung und Oxydation zum Aldehyd. Kritik u. a. bei Fuchs 1921 l. c. **54** 484.

74) Wortmann 1882 Zeitschr. f. physiol. Chemie **6** 287. Pfeffer 1896 Ber. Sächs. Ges. Wiss. (math.-phys. Kl.) 513. Katz 1898 Jahrb. wiss. Bot. **31** 599. Went 1901 zit. in Anm. 51. Saito 1910 Wochenschr. f. Brauerei. Pantanelli 1910 Ann. di bot. **8**.

gebender Weise von den Nährstoffen ab, die dem Pilz sonst geboten werden. Wir kommen damit zu dem oft bearbeiteten Problem von der **Regulierbarkeit der Enzymbildung.** Mit KYLIN [75]) kann man qualitative und quantitative Regulierbarkeit unterscheiden. Erstere liegt vor, wenn das Enzym nur gebildet wird, falls sein Substrat dem Pilz geboten wird; das gilt z. B. für die Tannase [76]), die nur dann in Aspergilluskulturen entsteht, wenn Gallussäure oder Gerbsäuren als C-Quelle dienen. Quantitative Regulation aber liegt vor, wenn das Enzym auch ohne Gegenwart seines Substrates gebildet wird, aber in größerer Menge, wenn auch das Substrat zugegen ist. GREZES [77]) fand beispielsweise, daß Invertin auch bei Ernährung mit Bernsteinsäure sich bildet, weit mehr jedoch, wenn auch Rohrzucker geboten wird. Solche Untersuchungen liegen nun auch für die Diastasebildung in überreicher Menge vor. In bestimmten Fällen läßt sich zeigen, daß sie nur dann erfolgt, wenn als C-Quelle bloß Stärke zur Verfügung steht. Bei reichlicher Gegenwart verschiedener Zuckerarten, nicht aber aller gutnährenden C-Quellen, wird keine Diastase gebildet; bei Penicillium z. B. genügt dazu schon eine 2-proz. Zuckerlösung. Aehnlich verhält sich auch Bacillus megaterium; bei Aspergillus aber wird selbst durch 30 Proz. Zucker die Diastasebildung nur gehemmt, nicht aufgehoben, während z. B. Invertase- oder Maltasebildung auf Lösungen, die neben Rohr- und Malzzucker auch Traubenzucker führen, durch diesen nicht gehemmt wird.

Etwas andere Resultate hatte FUNKE [78]), der nachwies, daß der zeitliche Verlauf der Enzymbildung, und die Azidität der Lösung ganz besonders beachtet werden muß. Vom Beginn der Entwicklung an wird von Aspergillus Diastase ausgeschieden, bis ein Maximum erreicht ist, und zwar ganz gleichmäßig auf Lösungen von Traubenzucker, Stärke, Maltose; Rohrzucker hatte schädlichen Einfluß, bei Ernährung mit Glyzerin konnte gar keine Diastasebildung beobachtet werden, auch war durch Angewöhnungsversuche an Milchzucker keine Laktasebildung zu erzwingen.

Bemerkenswerterweise ist aber auch die Stickstoffnahrung oft von großem Einfluß auf die Diastaseproduktion. Bei Aspergillus oryzae erfolgt nach SAITO auf fast allen organischen N-Quellen reichliche Diastasebildung, während manche anorganische N-Verbindungen nur bei Stärkegegenwart die Enzymbildung bewirken [79]). Es wird also vielfach — aber durchaus nicht immer — die Bildung des Enzyms durch das Bedürfnis reguliert; wenn der bei Wirksamkeit des Enzyms entstehende oder vielleicht auch nur ein ihm ähnlicher Körper der Pflanze in Fülle geboten wird, dann hat sie eben das Enzym nicht nötig. Zweifellos wird auch in der höheren Pflanze die Bildung

75) 1914 Jahrb. wiss. Bot. **53** 465.

76) 1913 KNUDSON Journ. biol. chem. **14** 159, 185. Vgl. auch KOCH u. OELSNER 1916 Cbl. Bakt. II **45** 107.

77) 1912 Ann. Pasteur **26** (auch Daten über Emulsin, Maltase, Inulase).

78) 1922 Rec. trav. bot. néerl. **19** 219. Die Menge gebildeter Diastase wurde an der Zeit gemessen, die verlief, bis eine Stärkekleisterlösung durch gleiche Volumina der zu vergleichenden Lösungen auf den achromischen Punkt gebracht wurde. — (Vgl. auch WENT 1918 Zittverl. Kon. Akad. Wet. Amsterdam **27** und 1918 Proc. **21** No. 4.) Manche Pilze können autoregulatorisch die Nährlösung auf die für das Enzym günstige H-Zahl einstellen; bei anderen muß der Experimentator nachhelfen.

79) Vgl. auch FERNBACH 1890 Ann. Pasteur **4** 641 (Invertinbildung der Hefe durch N-Quelle beeinflußt). ROBBIN 1916 Am. Journ. Bot. **3** 234. EULER 1918 Fermentforsch. **2** 318 (Amylasebildung bei Aspergillus niger durch Pepton und durch Stärke gefördert).

und Lösung, z. B. der Stärke, in gleicher Weise geregelt[80]) und wir werden eine ähnliche zweckmäßige Regulation auch bei anderen Vorgängen in der Pflanze, nicht nur bei Stoffwechselprozessen, noch zu konstatieren haben.

Sehr wichtig ist ferner die Ausscheidung von Lipase durch Pilze, die ihnen die Resorption von Fetten ermöglicht und bei verschiedenen Pilzen, vor allem auch wieder bei Aspergillus niger, studiert worden ist. Lipase[81]) wird auf fetthaltigen Böden in größerer Menge als bei anderer Ernährung gebildet und wirkt am besten bei neutraler oder schwach saurer Reaktion und ziemlich hoher Temperatur. Rohrzucker hemmt ihre Bildung, N-haltige Stoffe sind ohne Einfluß. Sie spaltet Triolein, Tripalmitin, Tristearin, auch Triacetin und Monobutyrin.

Ob bei der Ernährung von Pilzen mit Fett[83]) die durch Lipase abgespaltenen Fettsäuren als Ca- oder NH_4-Seifen, oder als freie Säure aufgenommen werden, ob auch Fett in Form kleinster Tröpfchen resorbiert wird, ist noch unbekannt. Im Innern der Zellen von auf Fett wachsenden Pilzen kann jedenfalls Fett und Fettsäure mikroskopisch nebeneinander in ein und derselben Zelle nachgewiesen werden. Bei Kultur auf Fettsäuren nur diese, aber kein Fett. Das Glyzerin wird so schnell verarbeitet, daß es bei der Ernährung von Pilzen mit Fett nicht nachweisbar ist, es sei denn, daß neben Fett auch Zucker geboten wird, in diesem Fall sammelt sich das Glyzerin, vom Zucker „geschützt" (S. 306), an und kann chemisch gefaßt werden. Daß Pilze wie alle anderen Pflanzen Fette in Kohlehydrate überführen können, demonstriert unter anderem die Bildung von löslicher Stärke durch Pilze, die auf Fett wachsen; den umgekehrten Fall, Bildung von Fett aus Kohlehydraten, zeigt jede Pilzkultur auf Zuckerlösungen, durch Ansammlung von Fett in den Zellen[82]). Ueber diese Vorgänge bei Hefen vgl. Kap. 16. — Daß Lipase, allerdings nur bei Wasserausschluß, auch synthetisch wirkt, haben wir schon gehört (S. 272).

Ueber die eiweißabbauenden Enzyme heterotropher Mikroben erwähnen wir hier so viel, daß in Hefen[84]) die uns von früher bekannten (S. 273) Proteasen vorkommen, d. h. solche, die bei saurer und auch solche, die bei alkalischer Reaktion arbeiten, daß aber eigenartigerweise bei eiweißlösenden Bakterien (Bac. subtilis, proteus usw.) sowohl die protein- (Gelatine) als auch die peptonspaltenden Ektoenzyme ihr Optimum bei neutraler Reaktion (p_H = 6 bis 7) und außerdem ein großes Intervall ihrer Wirksamkeit haben (p_H 4 bis 9)[85]). — Sasaki beschreibt die Spaltung von Dipeptiden (Glycyl-Glycin und Glycyltyrosin durch Bakterienenzyme[86]). Daß Esterasen und Glukosidasen bei Pilzen verbreitet sind, lehrt das schon genannte Tannasevorkommen[76]). Von weiteren Glukosidasen ist unter verschiedenen anderen ein in Pilzen und Hefen verbreitetes Enzym zu nennen, das Phloridzin in Zucker und Phloretin zerlegt[87]). Von der Spaltung N-haltiger Glukoside ist oben schon die Rede gewesen. Ganz eigenartig ist ein in

80) Vgl. Stoward 1911 Ann. of Bot. **25** 799. Angaben über regulatorische Bildung von Enzymen (Amylase, Saccharase) in Grünalgen macht Sjöberg 1912 Fermentforsch. **4** 97. Ueber Braunalgen s. S. 264 Anm. 42.

81) Schenker 1921 Biochem. Zeitschr. **20** 164.

82) Spieckermann 1912 Zeitschr. f. Unters. d. Nahrungs- und Genußmittel 320. Söhngen 1910 Versl. Kon. Akad. Wet. Amsterdam 667, u. 1911, 1263. (Regulatorische Lipasebildung, Hemmung durch Säure, Thermotoleranz.)

83) Flieg zit. S. 302 Anm. 14.

84) Iwanoff 1921 Biochem. Zeitschr. **120** 1.

85) Dernby 1921/22 Biochem. Zeitschr. **126** 106.

86) Sasaki 1912 Biochem. Zeitschr. **47** 462 u. 472.

87) Boas 1916 Cbl. Bakt. II **44** 700. Weitere Beispiele über Ernährung von Pilzen mit Glukosiden bei Büsgen zit. S. 319. Ueber Spaltung von β-Methylglukosid durch Aspergillus niger, α-Methylglukosid durch „Hefen" s. Dox 1912 Biochem. Zeitschr. **46** 397.

Kulturen des aus Regenwurmexkrementen isolierten Bac. extorquens vorhandenes Enzym, das Oxalsäure abbaut und uns später noch beschäftigen wird [88]).

In vielen Fällen ist als Zwischenprodukt sowohl beim Abbau von Eiweißkörpern als auch von Kohlehydraten usw. die Brenztraubensäure [89]) nachgewiesen worden, und es hat sich auch gezeigt, daß sie für viele Pilze eine ausgezeichnete C-Quelle ist, die unter Bildung von Acetaldehyd abgebaut wird. Es ist daher klar, daß ein weiteres Enzym, die Karboxylase (Neuberg und Karczag 1912), die die genannte Ketosäure in Acetaldehyd und Kohlendioxyd zerlegt, auch im Stoffwechsel der Pilze eine weite Verbreitung besitzt. — Ueber „Mutase", die Aldehyde in Säuren + Alkohol „dismutiert", siehe z. B. bei Kumagawa [90]).

Endlich ist noch zu erinnern an ein synthetisch wirkendes Enzym, die Karboligase (Neuberg), welche Kohlenstoffsynthesen bewirkt, z. B. Acetaldehydmoleküle zu Butylalkohol verkettet, oder Benzaldehyd und Acetaldehyd zu einem optisch aktiven Ketol, l-Phenyltraubensäurealkohol, vereinigt. Es handelt sich dabei um ein synthetisches Enzym, das die Verknüpfung freiwillig sich nicht bindender, hydrolytisch nicht spaltbarer mehrgliederiger C-Ketten bedingt [91]). Dadurch unterscheidet sie sich von der Oxynitrilese Rosenthalers [92]), welche optisch aktive Cyanhydrine aufbaut, die durch Emulsinwirkung wieder hydrolytisch gespalten werden.

Aus dem Mitgeteilten erkennen wir [93]), wie sehr der Besitz extrazellulär lösend wirkender Stoffe den Pilzen das Fortkommen in der freien Natur erleichtert, wo nicht präparierte Nährlösungen zu ihrer Verfügung stehen. Dabei handelt es sich keineswegs nur um Enzyme, die wasserunlösliche Stoffe löslich machen, sondern auch um solche, die, seien es Ekto- oder Endoenzyme, wasserlösliche weiter abbauen. Auch von solchen gaben wir schon eine kleine Auswahl und erwähnen nur noch, daß Disaccharide, um Verwendung finden zu können, zuvor gespalten werden müssen, und wenn ein Organismus, wie z. B. Bact. perlibratum [94]) oder Muc. stolonifer, keine Invertase besitzt, so kann er wohl Dextrose und Lävulose, nicht aber Rohrzucker verarbeiten [95]).

Die bis jetzt betrachteten heterotrophen Pflanzen sind Saprophyten; sie leben in der Natur von toten Resten oder von ausgeschiedenen Stoffwechselprodukten der Tier- und Pflanzenwelt. In gewisser Beziehung ein Zwischenglied zwischen den später zu betrachtenden Parasiten und den behandelten Saprophyten bildet eine biologische Gruppe von Pflanzen, die man als **„Carnivoren"** bezeichnet.

88) Bassilik 1914 Jahrb. wiss. Bot. **53** 255.

89) Ehrlich 1906 Biochem. Zeitschr. **2** 52; 1911 **36** 96. Zaleski 1913 Ber. Bot. Ges. **31** 349. Neuberg ebenda **67** 96 u. 122. Hier auch Angaben über Spaltung von Oxalessigsäure in Acetaldehyd und Kohlendioxyd, von α-Ketobuttersäure in Propionsäure und Kohlendioxyd, von Methyläthylbrenztraubensäure in d-Valeriansäure, durch Bakterien. 1920 Ber. Chem. Ges. **53** 1039. Nagayama 1921 Biochem. Zeitschr. **116** 303. Wagner Cbl. Bakt. I **71** 33.

90) 1921 Biochem. Zeitschr. **123** 150.

91) Neuberg 1922 Biochem. Zeitschr. **127** 327; 1921 Naturwiss. **9** 334. Hirsch 1922 ebenda **131** 178.

92) 1910 Biochem. Zeitschr. **26** 1, und 1922 **128** 608.

93) Eine Aufzählung weiterer Enzyme findet man bei H. Fischer in Lafar Mykologie 1 269; ferner bei Pringsheim u. Zemplen 1909 Zeitschr. f. physiol. Chemie **62**.

94) Beijerinck 1893 Cbl. Bakt. **14** 834.

95) Ritter 1912 Biochem. Zeitschr. **42** 1. Kostytschew 1922 Zeitschr. f. physiol. Chemie **118** 233. Ueber Inulase vgl. Boselli 1912 Ref. Cbl. Bakt. II **32** 231 und Grezes zit. S. 312 Anm. 77.

Diese viel untersuchten carnivoren oder, wie man auch zu sagen pflegt, insektenfressenden Pflanzen erregen namentlich durch die Einrichtungen, mit denen sie sich in den Besitz der Nahrung setzen und die Verdauung bewerkstelligen, das Interesse des Botanikers und des Laien. In rein ernährungsphysiologischer Hinsicht dagegen sind sie stufenweise mit anderen Typen verbunden und können mit demselben Recht unter die Saprophyten wie unter die Autotrophen eingereiht werden. An eine eingehende Beschreibung dieser Pflanzen können wir nicht denken; wir verweisen auf die Lehrbücher der Botanik sowie auf die speziellen Schilderungen, besonders die Goebels, Fenners und Negers[96]), und erwähnen nur, daß zum Einfangen kleiner Tiere im wesentlichen drei Einrichtungen vorkommen, nämlich 1. Kannen oder ähnliche als Fallgruben wirkende Hohlräume: Kannen von Nepenthes (Fig. 41), Sarraceniaceen und Cephalotus; Schläuche von Utricularia (Fig. 43), 2. Klappfallen, d. h. Organe, die durch aktive Bewegungen die Tiere einfangen

Fig. 41.

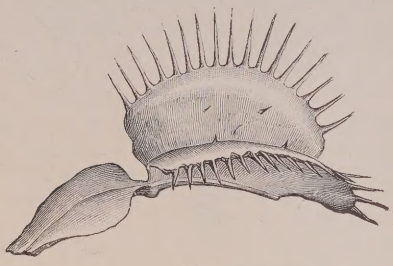


Fig. 42.

Fig. 41. Blattkanne von Nepenthes; in ihrem Grund — aus welchem ein Stück herausgeschnitten gedacht ist — ist die von den Drüsen ausgeschiedene Flüssigkeit zu sehen, in der hineingefallene Tiere verdaut werden. Aus „Lehrbuch d. Botanik f. Hochschulen".

Fig. 42. Blatt von Dionaea muscipula. Nach Berührung der Borsten auf der Oberseite klappen die beiden Blatthälften plötzlich zusammen. Aus „Lehrbuch d. Botanik f. Hochschulen".

(Dionaea [Fig. 42], Aldrovanda), 3. Klebdrüsen (Drosera [Bd. 2 Fig. 138; Kap. 37], Drosophyllum, Pinguicula). Auch Kombinationen dieser Einrichtungen kommen vor. — In gewissen Fällen, z. B. den Kannen von Sarracenia[97]) und Darlingtonia, fallen die Tiere der Zersetzung durch Bakterien anheim. Man wird annehmen dürfen, daß anfangs ihre Exkremente, später ihre Zersetzungsprodukte als Stickstoffquellen von seiten der Pflanze ausgenützt werden — eine eigentliche „Carnivorie" liegt hier also nicht vor. Aehnliche Verhältnisse treffen wir bei Epiphyten mit Wasserbehältern, so den schon früher genannten

96) Goebel 1981–93 Pflanzenbiologische Schilderungen. Marburg. Fenner 1904 Flora **93** 335. Neger 1914 Hdwb. d. Naturwiss. **5** 518.

97) Vgl. aber Hepburn 1920 Ref. im Chem. Cbl. **1/2** 843.

Bromeliaceen und der mit merkwürdigen Kannen versehenen Dischidia Rafflesiana; denn in diesen Wasserbehältern finden sich immer auch Tiere, die absterben, und deren Endprodukte von den Pflanzen absorbiert werden können. — Bei Cephalotus soll durch Säureausscheidung die Fäulnis der Tierleichen durch die Tätigkeit säureresistenter Bakterien erfolgen. — Die typischen Insektivoren zeichnen sich aber dadurch aus, daß sie nicht in Symbiose mit Bakterien arbeiten, sondern proteolytische Enzyme, zumeist in Verbindung mit Säuren, sezernieren, wodurch sie in den Stand gesetzt werden, Eiweiß zu verdauen. Verschiedenheiten existieren wieder insofern, als bei einigen Arten die Protease und die Säure immer sezerniert wird, während der eine oder beide Stoffe bei anderen Arten erst nach Reizung, besonders nach chemischer Reizung durch Gegenwart verdaulicher Substanz, zur Ausscheidung gelangt. Die Sekrete haben vielfach antiseptische Eigenschaften, so daß an eine Mitwirkung von Bakterien bei der Verdauung der Insekten nicht gedacht werden kann.

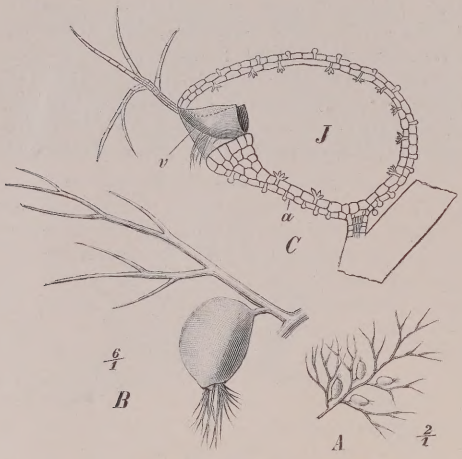


Fig. 43. Utricularia vulgaris. *A* Blattstück mit Blasen, *B* Blattfieder mit einer Blase, *C* Blase im Längsschnitt (28-fache Vergr.). *v* Klappe, *a* Wandung, *J* Hohlraum. Aus „Lehrbuch d. Botanik f. Hochschulen".

Bei Drosera sind die eigenartigen Tentakeln auf der Blattscheibe am Ende mit Drüsen versehen, und diese geben stets einen Schleim ab, der durch seine Klebrigkeit Insekten festhält. Wenn aber die Drüsen durch die Gegenwart von stickstoffhaltiger organischer Substanz gereizt werden, so beginnt eine sehr viel reichlichere Sekretion, und jetzt läßt sich zeigen, daß das Sekret sauer reagiert und ein Enzym enthält[98]). Letzteres ist schon vor langer Zeit im Glyzerinauszug von Blättern nachgewiesen worden. Es handelt sich um ein pepsinähnliches Enzym, während tryptische oder ereptische nicht nachweisbar sind[99]). Auch bei Drosophyllum treten uns ähnliche Drüsen entgegen wie bei Drosera; doch sind nur einige von ihnen auf Tentakeln, die meisten sitzen direkt der Blattfläche auf. Wie es scheint, erfolgt hier die Sekretion von Säure und Enzym nur aus den

98) Ueber die „Aggregation" in den Droseratentakeln s. Janson 1920 Beih. Bot. Cbl. I **37** 154.

99) White 1911 Proc. Roy. Soc. **83** 134. Derby (1917 Biochem. Zeitschr. **80** 152) fand im Preßsaft der Blätter des Fettkrautes (Pinguicula) eine „Tryptase", die bei $p_H = 8$ Eiweißkörper (Casein) spaltete, aber kein pepsinartiges Ferment; auch kein Erepsin, denn Glycylglycin wurde nicht angegriffen.

sitzenden Drüsen und beginnt da erst, nachdem die gestielten chemisch gereizt worden sind [100]).

Wesentlich anders liegen die Verhältnisse bei Dionaea. Im ungereizten Zustand ist das Blatt trocken, die sitzenden Drüsen, die denen von Drosophyllum analog gebaut sind, sezernieren ihren enzym- und säurehaltigen Schleim erst nach Reizung durch ein eingefangenes Insekt, dann freilich in solcher Menge, daß er zwischen den zusammenschließenden Blättern herausfließt.

Bei Nepenthes endlich wird schon in der jugendlichen, geschlossenen Kanne eine schleimige, geschmacklose Flüssigkeit von neutraler Reaktion sezerniert. Erst nach Reiz, und zwar sowohl nach mechanischem wie nach chemischem, erfolgt die Ansäuerung dieser Flüssigkeit, und jetzt ist sie imstande, eine verdauende Tätigkeit auszuüben. Nach Clautriaus [101]) Studien im javanischen Urwald erfolgt die Resorption des Eiweißes außerordentlich rasch und anscheinend ohne tiefer gehenden Abbau. Dagegen soll nach Vines [102]) neben einem starken peptischen Enzym, das geradezu als Pepsin bezeichnet werden kann, auch noch ein schwächer wirkendes Erepsin sezerniert werden, das die von ersterem gebildeten Peptone weiter abbaut [103]).

Ueber die Natur der überall auftretenden Säure sind die Akten nicht abgeschlossen. Vielfach wird Ameisensäure angegeben, doch handelt es sich nach Loew und Aso [104]) bei Pinguicula, nach Lützelburg [105]) bei Utricularia um Benzoësäure, während vom Vorkommen anorganischer Säuren nichts bekannt geworden ist. An solche wäre aber sehr wohl zu denken, da im tierischen Organismus zu entsprechenden Zwecken Salzsäure produziert wird.

Die Produkte der Eiweißlösung werden entweder von denselben Drüsenhaaren, die das Enzym liefern, oder auch von anderen Haarbildungen absorbiert. Die Verdauung und Resorption geht oft in kurzer Zeit von statten. So sah Darwin [106]) auf Droserablätter gelegte kleine Eiweißwürfel im Laufe von 1—2 Tagen aufgelöst und die entstandene klebrige Flüssigkeit nach etwa 3 Tagen völlig resorbiert werden. In anderen Fällen, z. B. bei Drosophyllum und Nepenthes, dürfte dieser Prozeß aber noch erheblich schneller verlaufen. Es fehlt indes durchaus an vergleichenden Versuchen in dieser Hinsicht, und es verdienen die chemischen Eigenschaften der Insektivoren überhaupt eine neue und durchgreifende Bearbeitung [107]).

Die Frage, wie groß der Vorteil ist, den die Insektivoren von der Insektennahrung haben, ist häufig diskutiert worden. Es steht fest, daß sie auch ohne Fleischkost existieren und gedeihen können. Andererseits ist mehrfach eine fördernde Wirkung der Fütterung

100) Fenner 1904 zit. in 96. White 1912 Proc. Roy. Soc. B **83** 134.

101) Clautriau 1900 Mém. couronn. Acad. Belgique **59**.

102) Vines 1909 Ann. of Bot. **23** 1 (hier ältere Arbeiten zitiert).

103) Ueber lebende Bewohner von Nepenthes-Kannen vgl. Jensen 1910 Ann. du jard. bot. Buitenzorg Suppl. **3** 941. Günther 1915 Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. 241. Oye 1921 Biol. Cbl. **41** 529.

104) Bull. Coll. agr. Tokyo 1907 **7** 133.

105) 1910 Flora **100** 145. Hier auch Angaben über ein tryptisches Enzym bei Utricularia. Ueber die Fangvorrichtung der Utriculariablase s. Czaja 1922 Zeitschr. f. Bot. **14** 705.

106) Ch. Darwin 1876 Insektenfressende Pflanzen. (Deutsch von Carus.) Stuttgart.

107) Ueber einen Rotatorien fangenden Pilz: Sommerstorff 1911 Oesterr. Bot. Zeitschr. **61** Nr. 10.

hervorgetreten, wenn diese in maßvoller Weise erfolgte. In den Versuchen von BÜSGEN[108]) z. B. übertraf der Zuwachs der gefütterten Utriculariasprosse den der ungefütterten um das Doppelte; für Drosera wies derselbe Autor[109]) sehr beträchtliche Erfolge der Fleischkost nach, die besonders dann hervortraten, wenn die Versuche mit der Keimung begonnen und bis zur Samenbildung fortgesetzt wurden: das Trockengewicht der Gefütterten betrug das $1^1/_2$- bis 2-fache, die Zahl der Blütenstände das 3-fache, die der Kapseln das 5-fache der Ungefütterten. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Insektivoren in Beziehung auf die Erwerbung des Kohlenstoffes autotroph sind; sie haben ja Chlorophyll[110]) und gedeihen, wie bemerkt, auch ohne Fleischkost. Die fördernde Wirkung der letzteren kann also nicht nur auf dem Gewinn organisch gebundenen Kohlenstoffes beruhen, vielmehr muß sie auch vom Stickstoff oder von anderen Nährsalzen herrühren. Es wäre möglich, daß die Fütterung mit Insekten zumal deshalb förderlich ist, weil dadurch eine größere Menge von Stickstoffverbindungen und Aschenbestandteilen in die Pflanzen kommen, als sie aus dem Boden allein aufnehmen; wie es scheint, ist das Wurzelsystem vieler Insektivoren nur mäßig entwickelt, ohne Mykorrhiza (Kap. 18), die Transpiration auch nicht sehr stark; bei Nepenthes allerdings ist das Wurzelsystem älterer Pflanzen mächtig, die Transpiration normal (STERN). Der Standort ist meist arm an Nährsalzen; unter diesen Umständen ist es von Interesse, zu wissen, daß man die Aufnahme von Phosphorsäure und Kali aus den Abbauprodukten der Fleischnahrung direkt mikrochemisch nachweisen kann[111]).

Möglich ist aber auch, daß die Qualität der durch die Blätter aufgenommenen Stoffe von Bedeutung ist. Es könnte sich also vor allem um organisch gebundenen Stickstoff handeln. In diesem Falle, der gewöhnlich ohne näheren Beweis als der allein in Betracht kommende bezeichnet wurde, müßte man wohl in erster Linie an Peptone denken. Und es ist in der Tat nicht ganz ausgeschlossen, daß die Insektivoren „Peptonpflanzen“[112]) sind, d. h. daß sie mit N in Form von Pepton besser gedeihen als mit Nitrat oder Ammoniak. Es wäre wohl der Mühe wert, diese Vermutung einmal experimentell zu prüfen[113]).

Die biologische Stellung der Insektivoren ist also zurzeit noch keine sichere, doch ist ihre Einreihung unter die „Stickstoffheterotrophen“ wahrscheinlich begründet. Wie schon bemerkt, haben wir nun noch andere „Heterotrophe“, nämlich die **Parasiten**, zu besprechen. Sie sind durch mannigfache Uebergänge mit den Saprophyten verbunden. So gibt es Pilze[114]), die für gewöhnlich sapro-

108) BÜSGEN 1888 Ber. Bot. Ges. **6** LV.
109) BÜSGEN 1883 Bot. Ztg. **41** 569.
110) G. SCHMID (zit. in 111) zeigte freilich, daß das Assimilationsgewebe aller Insektivoren einen primitiven Bau besitzt; auch scheint die einmal gebildete Stärke nur langsam verbraucht zu werden, wodurch die Neubildung von Assimilaten beschränkt wird. Unter dem Einfluß der Insektennahrung tritt aber ein rascherer Stärkeverbrauch ein. Nach STERN (1917 Flora **109** 213) assimiliert Nepenthes nur mäßig. Die Angaben über schwache Assimilationsenergie der Insektivoren bedürfen samt und sonders der Bestätigung.
111) G. SCHMID 1912 Flora **104** 335. Ueber Aufnahme von Lecithin (S. 252) und dadurch bedingtes Auftreten von Fetttropfen im Innern der resorbierenden Zellen s. bei NEGER Anm. 96.
112) BEIJERINCK 1890 Bot. Ztg. **48** 766.
113) ARTARI 1899 Bull. des naturaliste de Moscou No. 1.
114) Vgl. über diese namentlich DE BARY 1884 Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig.

phytisch leben, die aber doch auch die Fähigkeit haben, in lebende Organismen einzudringen und aus ihnen ihre Nahrung zu nehmen. Als Beispiele solcher „fakultativer Parasiten" seien Penicillium glaucum und andere Schimmelpilze genannt, die in reifes Obst, zumal an Wundstellen [115]), eindringen und dann dessen Fäulnis verursachen; ferner sei Sclerotinia sclerotiorum angeführt, ein Pilz, der seinen ganzen Entwicklungsgang als Saprophyt durchmachen kann und tatsächlich in der Natur nicht selten durchmacht, der aber nach genügender Kräftigung auch als Parasit manche Pflanzen zu befallen vermag. Auch der entgegengesetzte Fall ist bekannt geworden, daß nämlich Pilze, die für gewöhnlich als Parasiten leben, saprophytisch ernährt werden können (fakultative Saprophyten, z. B. Phytophthora omnivora, manche Bakterien), und mit dem Fortschreiten der Forschung wird es ganz gewiß gelingen, sehr viele, wenn nicht alle Parasiten auch außerhalb ihres gewöhnlichen „Wirtes" zu Wachstum und Vermehrung zu bringen. Für einen ganz typischen Parasiten, den Brandpilz Urocystis anemones, ist das Kniep [116]) bereits gelungen. Die Wahrscheinlichkeit für solche Erfolge ist aber bei verschiedenen Stufen des Parasitismus verschieden groß.

Die unterste Stufe des Parasitismus nehmen solche Pilze ein, die recht verschiedenartige Pflanzen zu befallen pflegen, so z. B. die schon genannte Phytophthora omnivora, die auf Fagus, Sempervivum, Oenothereen und anderen Pflanzen schmarotzt, und Sclerotinia sclerotiorum, die anscheinend alle saftigen Pflanzenteile befallen kann. Was diese Parasiten vor den gewöhnlichen Saprophyten auszeichnet, ist vor allem ihre Fähigkeit, in die Wirtspflanze einzudringen, deren Zellen zu töten und der Nährstoffe zu berauben. Wenn solche omnivore Parasiten einzelne Pflanzenspezies meiden, so wird man den Grund dafür hauptsächlich in ihrer Unfähigkeit, in diese einzudringen, erblicken müssen und nicht annehmen, sie fänden in solchen Pflanzen nicht die ihnen zusagenden Nährstoffe. Denn tatsächlich beweist schon der fakultative Saprophytismus, daß diese Formen keinen Anspruch an ganz bestimmte Nährstoffe machen [117]). — Anders ist das mit Pilzen, die auf eine einzelne Familie, Gattung, Spezies beschränkt sind, die, je exklusiver sie in der Wahl des Wirtes sind, eine desto höhere Stufe des Parasitismus einnehmen. Als Beispiele seien genannt: einerseits Cordyceps militaris auf den

115) Typische „Wundparasiten" sind unter anderem auch die Fomes-Arten (Feuerschwämme) und andere Baumschädlinge. Rudau 1917 Beitr. z. Biol. **13** 375 (auch Enzymfragen). Viele weitere Beispiele in den Lehrb. d. Pflanzenkrankh., z. B. Klebahn 1912 im Hdwb. d. Naturwiss. **7** 619.

116) 1921 Zeitschr. f. Bot. **13** 289.

117) Die umfangreiche Literatur über die Frage, wieweit solche Pilze durch enzymatische Wirkung, durch Ausscheidung von Säuren ihre Wirte schädigen, sowie eigene Versuche sind zusammengestellt bei Büsgen 1918 Flora **111/112** 606. Hauptversuchsobjekt war der „Grauschimmel", d. h. als Botrytis cinerea zusammengefaßte Konidienformen von Sclerotinia-Arten. Vgl. ferner: Blackman 1916 Ann. of Bot. **30** 389; Brown 1915 ebenda **29** 313; 1916 **30** 399; 1917 **31** 489 (Ausscheidung zellhautlösender Enzyme); Dey 1919 ebenda **33** 305. Boyle 1921 ebenda **35** 337. Wo der Angriff durch die Kutikula erfolgt, wird diese nicht enzymatisch, sondern mechanisch durchbohrt. — Der in den Arbeiten vielfach benutzte Ausdruck „Cytase" für zellhautlösende Enzyme ist reichlich unbestimmt. Es handelt sich dabei entweder um Enzyme, die Zellulose, oder solche, die Pektinlamellen lösen, oder um Gemische beider. (Vgl. Otto Anm. 72 auf S. 311.)

verschiedensten Insekten; viele Uredineen[118]) und Ustilagineen auf den verschiedensten Vertretern einer Pflanzenfamilie; andererseits Cystopus Portulacae nur auf Portulaca, Uromyces tuberculatus nur auf Euphorbia exigua, Laboulbenia Baeri nur auf der Stubenfliege. Gewiß wird die Beschränkung auf eine oder wenige Sippen, die als Wirt dienen, hin und wieder damit zusammenhängen, daß diese durch irgendwelche Besonderheiten dem Parasiten das Eindringen erleichtern; im großen und ganzen aber wird man ein Bedürfnis nach ganz besonderen Nährstoffen bei diesen Pilzen voraussetzen dürfen, ohne daß wir etwas Näheres über ihre Beschaffenheit auch nur vermuten können.

Besonders beachtenswert sind die in der Gruppe der Mucorineen bekannten Fälle, daß parasitische Formen dieser Pilze (z. B. Chaetocladium) auf bestimmten anderen Mucorineen schmarotzen. BURGEFF[119]) hat darauf hingewiesen, daß hier für die Möglichkeit einer Infektion offenbar einerseits Unterschiede in der Konstitution des Protoplasmas von Wirt und Parasit vorhanden sein müssen — denn Chaetocladium schmarotzt nicht auf sich selbst oder Artgenossen — andererseits aber ein gewisser Grad der Verwandtschaft, denn andere Pilze als bestimmte Mucorineen werden nicht von dem genannten Parasiten befallen. Ganz ähnliche Beziehungen sind maßgebend für die Möglichkeit einer sexuellen Vereinigung, bei der ebenfalls einerseits feine chemische Differenzen zwischen fusionierenden Thallus-zweigen, andererseits aber auch ein gewisses Maß der Verwandtschaft vorhanden sein muß, um sexuelle Vereinigung zu ermöglichen. — Ob nun hypothetische Stoffe, die sexuelle Vereinigung auslösen, mit den parasitische Fusion bedingenden teilweise identisch sind, oder ob es sich bei der Infektion um die Wirkung von Nähr- oder Reizstoffen handelt, die in immunen Pflanzen vielleicht mit Schutzstoffen kombiniert sind, solche Fragen können heutigen Tages nach BURGEFF[119]) kaum bestimmt formuliert, geschweige denn beantwortet werden.

Die Zahl der Parasiten ist unter den Pilzen eine sehr große. Unter den Phanerogamen sind Heterotrophe und speziell Parasiten seltener, die letzteren aber zeigen untereinander so viele Verschiedenheiten, daß sie unser Interesse in erhöhtem Maße in Anspruch nehmen. Da ist zunächst Lathraea und Orobanche, die durch das Fehlen des Chlorophylls an die Pilze erinnern, und bei manchen ausländischen Parasiten, so namentlich den Rafflesiaceen, tritt die Pilzähnlichkeit auch noch im Bau der Vegetationsorgane zutage. Eine Verwertung der Kohlensäure ist bei diesen Pflanzen natürlich ausgeschlossen, sie sind in bezug auf Erwerbung von C, N und Aschenbestandteilen ganz auf die Wirtspflanze angewiesen, und sie haben auch im allgemeinen keine Organe, mit denen sie aus dem Boden Stoffe aufnehmen könnten. Wie sehr sie von den Wirtspflanzen abhängen, ergibt sich schon bei ihrer Keimung, die bei Lathraea und Orobanche, auch bei Tozzia und Striga (s. unten) nur dann eintritt, wenn der Same in unmittelbarer Nähe einer Wurzel der Wirtspflanze sich befindet; es müssen offenbar bestimmte, von der Wurzel ausgehende Stoffe sein, welche die Keimung hier auslösen (Bd. 2 Kap. 2). In dieselbe Gruppe von phanerogamen Parasiten gehört auch Cuscuta; sie ist ohne Wirtspflanze nicht lebensfähig, obwohl sie Chlorophyll enthält. Die Assimilate dürften der Quantität nach nicht genügen, um das Leben der Pflanze zu erhalten. Wir müssen die Befähigung zur Chlorophyllbildung als ein Zeichen dafür betrachten, daß Cuscuta von chlorophyllhaltigen Pflanzen abstammt;

118) Vgl. vor allem KLEBAHNS Berichte über Kulturversuche mit Rostpilzen in der Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. u. 1917 Naturwiss. **5** 543; ferner FISCHER 1917 Verh. Schweiz. Naturf. Ges. **2** 15 usf.

119) 1920 Zeitschr. f. Bot. **12** 1.

möglicherweise verliert sie die Fähigkeit, Chlorophyll zu bilden, mit der Zeit ganz, wie Lathraea. Sicher ist das freilich nicht, denn eine ganze Reihe von Phanerogamen hat bei dem Uebergang zur parasitären Lebensweise das Chlorophyll nicht eingebüßt; so manche Scrophulariaceen (Euphrasia, Rhinanthus, Bartsia, Melampyrum, Tozzia), Santalaceen (Thesium) und Loranthaceen (Viscum, Loranthus). Von diesen Pflanzen sind namentlich die Rhinanthoideen durch die ausgezeichneten Studien Heinrichers genauer untersucht[120]). Sie sind in ihrer Keimung, mit Ausnahme von Tozzia und Striga, nicht von dem Vorhandensein einer Wirtspflanze abhängig und können überhaupt auch ohne Wirt vielfach eine gewisse Entwicklung erfahren. Am weitesten fortgeschritten im Parasitismus ist, abgesehen von bestimmten Strigaarten[120]), Tozzia, die in ihrer ersten Lebensperiode unterirdisch, chlorophyllfrei lebt, das andere Extrem bilden einzelne Spezies der Gattung Euphrasia (E. odontites, E. minima), die auch ohne Wirt zur Blüte und Fruchtbildung gelangen können, während z. B. Euphrasia Rostkowiana zwar ohne Wirt keimt, aber nur zu kümmerlicher Entwicklung kommt. In bezug auf den Wirt sind alle diese grünen Pflanzen nicht besonders wählerisch; bei genügend dichter Aussaat greifen sie ihre eigenen Artgenossen an, und aus mehreren durch Haustorien verbundenen Exemplaren entwickelt sich e i n e s auf Kosten der übrigen weiter[121]).

Die Bedeutung des Parasitismus für diese Pflanzen liegt zweifellos darin, daß sie aus ihren Wirtspflanzen Nährsalze aufnehmen, die ihnen durch ihre schwach entwickelten und haarlosen Wurzeln nicht in genügender Menge zur Verfügung gestellt werden dürften. Wenn auch manche in ihrer Jugend aus den Wirten organische Stoffe aufnehmen, so hat doch die große Mehrzahl von ihnen jedenfalls die Fähigkeit, mit ihren grünen Laubblättern reichlich CO_2 zu assimilieren[122]). Tozzia freilich nähert sich schon stark Lathraea und ist lange Zeit typischer Parasit, der auch in der letzten Periode seiner Ausbildung nur schwach assimilieren dürfte. Im ganzen also sind diese Pflanzen von den typischen Heterotrophen, die auf vorgebildete organische Nahrung angewiesen sind, weit entfernt und können deshalb als **„Halbschmarotzer"** oder genauer Nährsalzschmarotzer bezeichnet werden. Kostytschew[122]) legt den Hauptwert auf die Versorgung mit Transpirationswasser.

Auch unsere Misteln[123]) sind ernährungsphysiologisch noch unvollständig bekannt[124]). Der Umstand, daß die Verbindung zwischen

120) 1897 ff. Jahrb. wiss. Bot. **31** 77; **32** 389; **36** 665; **37** 264. Ueber die tropische Rhinanthoideengattung Striga, innerhalb welcher ein allmählicher Uebergang von anspruchslosem zu anspruchsvollem Parasitismus verfolgt werden kann, vgl. Heinricher 1913 Ber. Bot. Ges. **31** 238. Str. orobanchoides ist ganzparasitisch. Str. lutea andererseits zuerst ganzparasitisch, um später zu ergrünen. S. ferner Ref. Heinrichers über Pearson in 1916 Cbl. Bakt. II **46** 541.

121) L. Koch 1888 Jahrb. wiss. Bot. **20** 1.

122) Heinricher 1910 Jahrb. wiss. Bot. **47** 539. Seeger 1910 Sitzungsber. Wien. Akad. **119** (I). (Euphrasia assimiliert, transpiriert und guttiert lebhaft; so auch Kostytschew 1922 Ber. Bot. Ges. **40** 273.)

123) Tubeuf 1923 Monographie der Mistel. München. (Nicht mehr verwertet.)

124) 1920 Naturwiss. Wochenschr. **19** 190; 1921 **20** 28, u. 1922 **21** 591. Ueber Mistelrassen (Kiefermistel, Tannenmistel, Laubholzmisteln) vgl. zumal die eingehenden Studien Heinrichers, z. B. 1913 Kosmos 45; Tubeuf 1917 Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. **27** 241. Auch über die Zwergmistel, Arceuthobium, einen gleichfalls chlorophyllreichen Halbparasiten, liegt eine umfangreiche Literatur vor. z. B. über pilzmycelähnliche Gestaltung des Absorptionssystems, Keimungsreize,

Wirt und Gast in erster Linie den Anschluß der Wasserbahnen herstellt[125]), läßt vermuten, daß Viscum vorzugsweise Wasser und anorganische Salze aus der Nährpflanze entnimmt. Desgleichen der Erfolg von Ringelung des Wirtes über und unter dem Parasiten, die diesem nicht schadet[126]). Und bei einer Pflanze, die in der Krone von Bäumen lebt, ist ein solches Verhältnis leicht begreiflich. Viscum ist aufzufassen als eine ursprünglich epiphytische Pflanze, die dem Mangel an Wasser und Nährsalz, gegen den viele Epiphyten kämpfen, durch Anschluß an das Gefäßsystem anderer Pflanzen abgeholfen hat. Damit soll nicht behauptet werden, daß eine gelegentliche Aufnahme organischer Substanz aus dem Wirt ausgeschlossen sei.

Nachdem schon LAURENT gezeigt hatte, daß Misteln ein Gift ausscheiden, gegen das sich die Birnbäume durch Abwerfen der befallenen Teile wehren und weiter ermittelt hatte, daß verschiedene Birnsorten, ja auch Individuen ein und derselben Sorte verschieden empfindlich gegen Befall sind, unterschied später HEINRICHER[127]) dreierlei Fälle beim Befall von Birnbäumen durch die Mistel: entweder waren sie gar nicht immun, d. h. die Misteln kamen ohne weiteres auf, ohne die Birnbäume zunächst wesentlich zu schädigen; oder aber die Birnbäume waren „echt immun", d. h. die auf ihnen ausgekeimten Mistelsamen starben bald ab, ohne Krankheitserscheinungen ausgelöst zu haben; oder endlich die Birnbäume waren „unecht immun", d. h. sie machten infolge des Befalls eine akute Infektionskrankheit durch und wehrten sich gegen das Mistelgift durch Schutzborkenbildung oder auch durch Abwerfen ganzer Zweige, so daß auch hier die Misteln schließlich nicht aufkommen konnten. Die Erklärung sucht HEINRICHER in der Bildung von Toxinen durch die Mistelkeimlinge, gegen die die Birnen spezifisch verschieden reagieren. Die „nicht immunen" reagieren gar nicht und werden auch durch das Misteltoxin nicht geschädigt. Die „echt immunen" verfügen in ihren Zellen von vornherein über einen großen Vorrat von Antigenkörpern, aus denen sie Antitoxine bilden können, die die Misteln alsbald zum Absterben bringen. Die „unecht immunen" endlich bilden solche Antitoxine nur allmählich, so daß sie zuerst durch starke Erkrankung reagieren. Eine Stütze für seine Anschauung findet unser Forscher darin, daß unecht immune Sippen durch einmaligen Befall aktiv immunisiert werden können und sich gegenüber einem zweiten Befall immun zeigen; d. h. die Mistelkeimlinge gehen, falls ein solcher erfolgt, bald ein, und es zeigen sich höchstens ganz lokale Krankheitsbilder an den Bäumen. — Auf Toxinwirkungen ist übrigens vielleicht auch die Bildung krankhafter Hypertrophien an den Wirtsästen, sog. Mistelkeulen, zurückzuführen.

Der Unterschied zwischen autotrophen und heterotrophen Organismen liegt — das muß zum Schluß noch einmal scharf hervorgehoben werden — lediglich in der Nahrungs*aufnahme*, und dementsprechend kann man eigentlich überhaupt nur bei Einzelligen von autotrophen *Organismen* reden, weil hier die *Gesamtpflanze* autotroph ist; bei den höheren Pflanzen dagegen gibt es nur autotrophe *Teile*, vor allem die Blätter, denen z. B. in der Wurzel heterotrophe gegenüberstehen. Für die weitere Verwendung der organischen C- und N-Substanzen ist es aber ganz gleichgültig, ob sie am Orte der Verwendung *gebildet*, oder ob sie in fertigem Zustand dahin geleitet worden sind. Der *Stoffwechsel* der Heterotrophen ist prinzipiell von dem der Autotrophen nicht verschieden.

Enzymwirkungen, Lösung der Mittellamelle des Wirtes, seiner verholzten Zellwände durch das Enzym Xylase usw. HEINRICHER 1921 Ber. Bot. Ges. **39** (20); 1920 Cbl. Bakt. II **51** 179. RIPPEL 1919 Angew. Bot. S. 86.

125) MELCHIOR 1921 Beitr. z. allg. Bot. **2** 55.

126) POETEREN 1915 Ref. Cbl. Bakt. II **43** 518.

127) 1916 Denkschr. Akad. Wiss. Wien **93** 503; vgl. auch 1912 Sitzungsber. **21** und 1920 Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. **30** 41. Ueber Immunisierungserscheinungen bei anderen Pflanzen infolge von Bakterienbefall, die mit einer Aenderung der Wasserstoffzahl ihres Zellsaftes parallel gehen, s. WAGNER 1916 Cbl. Bakt. II **44** 708.

Wie in der grünen Pflanze, so werden auch beim Pilze die Nährstoffe zum Aufbau des Körpers, zur Ablagerung von Reserven und von nicht mehr verwertbaren Endprodukten verwendet; wir haben auch hier 1. Baustoffe, 2. Reservestoffe, 3. Wanderstoffe, 4. Exkrete zu unterscheiden. Im großen und ganzen ist die Pilzzelle aus ähnlichen Stoffen aufgebaut wie die der Phanerogamen, wenn sie auch in Einzelheiten, wie z. B. in dem Vorkommen des Chitins in der Membran, nicht selten von ihr abweicht.

Auch bezüglich der Reservestoffe ist die prinzipielle Uebereinstimmung mit den Autotrophen in erster Linie hervorzuheben; neben stickstoffhaltigen finden wir auch stickstofffreie Reservestoffe bei den Pilzen. Unter den stickstoffhaltigen ist vor allem Eiweiß zu nennen, daß nicht selten kristallinisch aufzutreten pflegt; daneben findet sich das bei niederen Pflanzen überhaupt verbreitete Volutin, das nach A. Meyer[128]) ein komplizierter N- und P-haltiger Körper ist. Von N-freien Reservestoffen sind besonders die Fette verbreitet, außerdem findet sich häufig der Zuckeralkohol Mannit und Trehalose, ein Disaccharid; dagegen fehlt das sonst so weit verbreitete Stärkemehl den Pilzen. An seiner Stelle tritt sehr häufig an Orten, wo vorübergehend oder für längere Zeit eine Speicherung von Kohlehydraten erzielt werden soll, das Glykogen auf, das auch im Tierreich die Stärke ersetzt[129]). Sehr auffallend ist seine Anhäufung in Organen, die in kurzer Zeit ein sehr lebhaftes Längenwachstum durchzumachen haben, wie z. B. der Stiel von Phallus[130]); bei diesem Wachstum verschwindet das Glykogen gerade so wie unter gleichen Umständen im Stengel einer Phanerogame die Stärke, um hauptsächlich in Zellwandstoffe umgewandelt zu werden[131]). Es diffundiert, obwohl löslich, nicht durch das Plasma oder die Zellhaut und ist daher als Reservestoff sehr geeignet. Von Zelle zu Zelle kann es also nicht wandern, es sei denn, daß es zuerst durch ein der Diastase nahestehendes Enzym in Zucker übergeführt wird. Auch als von außen gebotener Nährstoff kann es von der Hefe nicht direkt verwertet werden, da dieses Enzym nicht aus der Zelle heraustritt[132]).

15. Kapitel.

Die Atmung.

Wir haben uns bis jetzt auf die Betrachtung der Assimilationsvorgänge beschränkt, d. h. der Bildung komplizierter chemischer Verbindungen aus einfachen, insbesondere der Bildung von

128) Zikes 1922 Cbl. Bakt. II **57** 21 (vgl. auch S. 5).

129) Das mit Stärke nahe verwandte Glykogen ist nach Karrer (zit. S. 257) wie jene die polymere Form eines Maltoseanhydrids. Sie wird, wie Stärke, durch Bac. macerans (Pringsheim u. Lichtenstein 1916 Ber. Chem. Ges. **49** 364) in kristallisierende Polyamylosen überführt und liefert dem Chemiker Methyloprodukte, die von Methylostärke nicht zu unterscheiden sind. Ueber die Chemie des Hefeglykogens („Erythrohydrozellulose") vgl. auch Salkowski 1921 Zeitschr. f. physiol. Chemie **114** 31. Ueber die schon genannte eigenartige „lösliche Stärke" in Aspergillus- und Penicilliumkulturen und die Abhängigkeit ihres Auftretens von der Wasserstoffzahl, C-Quelle usw. s. Boas (1919 Beih. Bot. Cbl. **36** 135, und 1922 Cbl. Bakt. II **56** 7; Lappalainen 1919/20 Finsk. Vetsk. Soc. Förh. **62** A 1. — Ueber das Iogen bei Bakterien (Bac. amylobakter) vgl. Meyer 1912 Zelle der Bakterien. Jena.

130) Clautriau 1895 Acad. de Belgique. Cl. d. sc. (Kochs Jahresbericht **6** 51.)

131) Laurent 1890 Kochs Jahresbericht **1** 54. Meissner 1900 Cbl. Bakt II **2** 6. Brushi 1911 Rendic. Acc. dei Lincei (5. Ser.). (Das Hefeglykogen soll kein Reservestoff sein.) Mayer 1913 Biochem. Zeitschr. **49** 486 (Bildung von Glykogen aus Brenztraubensäure).

132) Koch u. Hosaeus 1894 Cbl. Bakt. I **16** 145; vgl. aber Heinze 1904 Cbl. Bakt. II **12** 43 (vgl. auch **14** 9).

organischen aus anorganischen Substanzen, und haben die Umwandlung der ersten Assimilationsprodukte in Reservestoffe und Baustoffe besprochen. — Es findet aber überall und immer in der Pflanze eine „Dissimilation“ statt, die teilweise das zerstört, was die Assimilation aufbaut. Die Trockengewichtszunahme, die im Laufe des Tages an einem Laubblatt eintritt, gibt kein richtiges Maß für die Größe der Assimilation; selbst wenn wir das Blatt an der Ableitung von Assimilaten verhindern, finden wir seine Assimilationsgröße doch zu gering, weil ein Teil der aufgebauten Stoffe am Abend schon wieder der Zerstörung anheim gefallen ist. Ebenso tritt in der Vermehrung der Trockensubstanz, die eine Pflanze im Laufe einer ganzen Vegetationsperiode erfährt, nur die Differenz zwischen der in der Assimilation gebildeten und der in der Dissimilation abgebauten organischen Substanz hervor. Unter normalen Bedingungen ist diese Differenz stets eine positive Größe. Es fällt indes nicht schwer, die Pflanze unter Bedingungen zu bringen, unter denen die Assimilation aufhört oder geschwächt wird (z. B. Dunkelkultur der autotrophen Pflanze; — Entziehung der Nährlösung bei der heterotrophen); da unter solchen Umständen die Dissimilation fortschreitet, ist jetzt das Resultat des Wachstums eine Verminderung des Trockengewichtes.

In der Tat ist auch eine solche z. B. an Keimpflanzen, die im Dunkeln wachsen, leicht zu konstatieren. Der äußere Anblick so kultivierter Pflanzen läßt freilich davon nichts ahnen; denn sie wachsen Tag für Tag; Wurzel und Sproß nehmen an Volum zu. Die Zunahme erfolgt aber ausschließlich auf Kosten von Wasser, und das Trockengewicht nimmt von Tag zu Tag ab, wie aus der folgenden, Boussingault[1]) entnommenen Zusammenstellung hervorgeht:

Objekt	Trockengewicht der Samen	Trockengewicht der mehrere Wochen alten, im Dunkeln erwachsenen Keimlinge	Verlust
	g	g	g
46 Weizenkörner	1,665	0,713	0,952
10 Erbsen	2,237	1,076	1,161

Auch junge Bäume erfahren während des Knospentreibens eine beträchtliche Abnahme (über 40 Proz.) ihres Trockengewichts durch Dissimilation[2]).

Oekonomischer Koeffizient und ökonomischer Effekt[3]). Bequemer als bei einer höheren Pflanze kann man bei einem Pilz das Verhältnis der Assimilation zur Dissimilation konstatieren, indem man feststellt, wieviel Nährstoff, z. B. Zucker, der Pilz aufgenommen, wieviel Trockensubstanz er daraus gebildet hat und wieviel er daraus hätte bilden können. Um den letzten Punkt vorwegzunehmen, hat man berechnet, daß ein Pilz aus 1 g Rohrzucker etwa 2 g Trockensubstanz gewinnen könnte; statt dessen findet man stets weniger. Man nennt das Verhältnis zwischen gebildeter Pilzmasse und verbrauchter organischer Nahrung den ökonomischen Koeffizienten[3]).

1) Nach Detmer 1880 Physiologie der Keimung S. 247. Jena.
2) Ramann 1911 Jahrb. wiss. Bot. **50** 67.
3) Pfeffer (1895 Jahrb. wiss. Bot. **28** 257) u. Kunstmann (1895 Diss. Leipzig), die den Begriff des ökonomischen Koeffizienten zuerst anwandten, verstanden darunter das Reziproke des obigen Quotienten. Vgl. dazu auch Salmenlinna 1921 Ref. in Zeitschr. f. Bot. **13** 44 und Waterman 1912 Fol. microbiol. **1** 422.

Der theoretische Maximalwert dieses Koeffizienten wäre also für Zucker gleich 2, in Wirklichkeit ist er kleiner gefunden worden, z. B. gleich 0,5, 0,4 oder auch nur 0,16. Auch arbeitet die Pflanze nicht immer gleich ökonomisch. Das zeigt zunächst der Einfluß von Giften, deren wachstumsfördernde Wirkung bei schwachen Dosen schon früher (S. 146) besprochen wurde. Wie Ono[4]) zeigte, hebt ein Zusatz von 0,003—0,03 Proz. Zinksulfat den Koeffizienten auf etwa den doppelten Wert. Der chemische Reiz solcher Substanzen bewirkt also eine ökonomischere Verwendung der Nährstoffe, was allerdings nach Butkewitsch[5]) für die Verarbeitung von Pepton nicht zutreffen soll[6]).

Wie solche Giftspuren dabei des näheren wirken, ist nicht bekannt; Noack[7]) konnte jedoch für den thermophilen Pilz Thermoascus zeigen, daß sie wahrscheinlich nicht direkt den Betriebsstoffwechsel und dann durch dessen Vermittlung den Aufbau beeinflussen, daß vielmehr die Beeinflussung des Stoffwechsels anders vor sich gehen muß. — Was die Temperatur betrifft, so steigt nach Salmenlinna[8]) der ökonomische Koeffizient mit ihr innerhalb bestimmter Grenzen (bei Aspergillus zwischen 30° und 40°) an, wenn man die bei der betreffenden Temperatur erzielbare Höchsternte ohne Rücksicht auf die Versuchsdauer, in der sie erzielt wird, einsetzt, während Nathansohn[8]) aus den Kunstmannschen Versuchen Unabhängigkeit des Koeffizienten von der Temperatur errechnet, und außerdem betont, daß auch in Bakterienversuchen Rubners das Verhältnis Stoffansatz : Stoffumsatz, gemessen an dem Verbrennungswert der Ernte einerseits, der verbrauchten Nahrung andererseits sich als unabhängig von der Temperatur erwies.

Da nun aber die Maximalernte unter verschiedenen Ernährungsbedingungen nach ganz verschiedener Zeit erzielt wird, führte Flieg[9]) den Begriff des ökonomischen Effektes ein, indem er den ökonomischen Koeffizienten durch die Zeit, in der die Ernte erzielt wurde, dividierte. So erhielt er ein Maß für die Geschwindigkeit der Produktion von Trockensubstanz auf Kosten gleicher Mengen verschiedener Stoffe unter sonst gleichen Bedingungen. Ein Beispiel: Schon Wehmer wußte, daß man auf Fett höhere Pilzernten (Aspergillus) als auf Zucker erhält, wenn man nur lange genug wartet. Der ökonomische Koeffizient für Fett kann 2—3 betragen, wenn der für Zucker = 1 gesetzt wird. Der ökonomische Effekt ist aber für Fett höchstens = 0,3, wenn der für Zucker = 1 ist. Wachstumsökonomie und Wachstumsenergie sind hier also Antagonisten: Fetternährung löst hohe Wachstumsökonomie, Zuckerernährung hohe Wachstumsenergie aus. — Zu erwähnen ist endlich, daß ökonomischer Koeffizient und Effekt auch von ganz nebensächlichen und zufälligen Dingen, z. B. Volumen, Konzentration und Reaktion des Substrates abhängen und natürlich auch bei verschiedenen Versuchsobjekten höchst verschieden ausfallen.

Die Zerstörung organischer Substanz ist für alle Organismen charakteristisch, vollzieht sich aber in verschiedener Weise. Wir betrachten zuerst den Dissimilationsprozeß der typischen höheren Pflanze, der als Atmung bezeichnet wird. Darunter versteht man die Bil-

4) 1900 Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo **13** 1, 141.
5) Butkewitsch u. Orlow 1922 Biochem. Zeitschr. **132** 556.
6) Vgl. auch Lappalainen 1921 Finsk. Vetsk. Soc. Förh., und besonders E. Pringsheim zit. S. 138 Anm. 46 u. S. 147.
7) 1920 Jahrb. wiss. Bot. **59** 413.
8) 1910 Stoffwechsel der Pflanzen. Leipzig. S. 359 Anm. 1a (dort auch weitere Literatur).
9) Flieg 1922 Jahrb. wiss. Bot. **61** 24.

dung von Kohlensäure und Wasser aus organischer Substanz. Das in die Augen fallende, leicht nachweisbare Produkt der Atmung ist die Kohlensäure, während die Bildung von Wasser schwieriger zu erweisen ist. Kohlensäure und Wasser entstehen aus organischer Substanz, z. B. Stärke, Zucker, nicht nur im Organismus bei der Atmung, sondern auch außerhalb bei der Verbrennung. Schon daraus können wir schließen, daß es sich bei der Atmung um einen Verbrennungsprozeß, um eine langsame „physiologische Oxydation" handelt, und in der Tat haben auch alle Versuche ergeben, daß der Sauerstoff zur Unterhaltung der normalen Atmung nötig ist. Die Atmung steht also im Gegensatz zur Kohlensäureassimilation, die wir als Reduktionserscheinung erkannt haben.

Es handelt sich zunächst darum, die **Methoden des Nachweises der Atmung** kennen zu lernen[10]). Als Zeichen der Atmung benützt man im allgemeinen die Ausscheidung von Kohlensäure, deren qualitativer und quantitativer Nachweis keinen Schwierigkeiten begegnet. Bringt man z. B. eine Handvoll keimender Samen in eine Kochflasche, die oben mit einem Gummistopfen verschlossen ist, und führt durch diesen Stopfen eine Glasröhre, die man zunächst einige Stunden verschlossen hält, um sie dann unter Kalkwasser zu öffnen, so sieht man aus der eintretenden Trübung der Flüssigkeit, daß nennenswerte Mengen von Kohlensäure in dem Gefäß vorhanden sind; statt des Kalkwassers kann man auch Kalilauge verwenden, die wegen ihres starken Absorptionsvermögens für Kohlensäure durch die geöffnete Glasröhre in das Innere der Kochflasche eindringt. Einfach ist eine mehr indirekte Methode des Nachweises der Atmung, die darauf beruht, daß in dem Maße als Kohlensäure auftritt, Sauerstoff verschwindet. Bringt man keimende Samen oder junge Blätter, Knospen auf den Boden eines hohen, durch Glasstöpsel verschlossenen Zylinders, und führt nach einigen Stunden eine brennende Kerze ein, so zeigt deren Erlöschen an, daß das abgeschlossene Luftvolum eines großen Teiles seines Sauerstoffes durch die betreffenden Pflanzenteile beraubt worden ist.

Zur quantitativen Bestimmung des Atmungsprozesses bestimmt man entweder volumetrisch den absorbierten O_2 und die ausgeschiedene CO_2 im abgeschlossenen Luftraum[11]) nach der Methode von Hempel, oder man vermeidet vollkommen abgeschlossene Räume, da unter dem Einfluß des bald auftretenden Sauerstoffmangels der Atmungsprozeß sich nicht mehr normal vollzieht, und bringt die Pflanze in ein Gefäß, durch welches ein Strom von entkohlensäuerter Luft fließt (Pettenkofer). Diese belädt sich daselbst wieder mit neuer Kohlensäure, deren Menge beim Verlassen des Apparates bestimmt werden kann. Auf die chemischen Details der Versuchsanstellung haben wir hier nicht einzugehen[12]).

Das erste Resultat vergleichender Messungen der **Atmungsintensität** ist nun, daß verschiedene Pflanzen, verschiedene Teile einer Spezies, ja sogar ein bestimmtes Organ einer einzelnen Pflanze in verschiedenen Stufen seiner Entwicklung weitgehende Differenzen aufweisen. Gewisse biologische Gruppen, die Fettpflanzen und die Schattenpflanzen (S. 215) sind wegen ihrer geringen Atmungsgröße bekannt. Die hellgrünen Sippen vieler Pflanzen, die uns schon bei der CO_2-Assimilation beschäftigt haben (S. 213) scheiden pro Gramm

10) Vgl. u. a. Czapek 1912 Hdwb. d. Naturwiss. **1** 709. Anschaulich sind Apparaturen, bei denen die CO_2-Ausscheidung gemessen wird durch die Schnelligkeit der Entfärbung von durch Na_2CO_3-Zusatz schwach alkalisch gemachtem, mittels Phenolphthalein rot gefärbtem Wasser; die Methode kann für Land- wie Wasserpflanzen verwendet werden. Vgl. Osterhout 1919 Bot. Gaz. **68** 60. Lyon 1921 Amer. Journ. of Bot. **8** 460. Hier u. a. auch Angaben über den Einfluß von Salzen, NaCl und $CaCl_2$ auf die Atmung. Nachtr. Anm. siehe auch Fernandes 1923 Rec. trav. bot. néerl. **20** 107.

11) Kurt Noack 1920 Jahrb wiss. Bot. **59** 413.

12) Vgl. die Methodik Willstätters, Kap. 9 S. 173, und Warburgs, S. 192 Anm. 95, ferner u. a. Meyer u. Déléano 1911 Zeitschr. f. Bot. **3** 682. Für submerse Wasserpflanzen ist besonders zu vergleichen: Kniep zit. S. 328 Anm. 24; Plätzer zit. S. 215 Anm. 65; Harder zit. S. 328 Anm. 25.

Frischgewicht weniger CO_2 aus als die mit normalem Chlorophyllgehalt ausgestatteten[13]). Dagegen atmen manche Pilze so lebhaft, daß sie selbst warmblütige Tiere an Atmungsintensität übertreffen. Blüten und jugendliche Organe, also keimende Samen, Knospen, pflegen intensiver zu atmen als ausgewachsene Wurzeln, Stengel und Blätter, so intensiv, daß unter anderem dadurch die Assimilation selbst unter für diese günstigen Bedingungen ganz verdeckt werden kann[14]).

Nach Aubert[15]) absorbieren folgende Pflanzen pro Gramm Frischgewicht bei 15° C in einer Stunde die angegebenen Mengen von Sauerstoff (Kubikmillimeter):

Cereus macrogonus	3,00	Picea excelsa	44,10
Opuntia maxima	15,30	Tulipa europaea	89,60
Phyllocactus grandiflorus . .	28,70	Faba vulgaris	96,60
Sedum acre	72,45	Triticum sativum	291,00

Die in der ersten Kolonne stehenden Fettpflanzen atmen also durchschnittlich sehr viel geringer als die anderen.

Als Beispiele für intensive Atmung seien zunächst Angaben von Garreau[16]) wiedergegeben, die sich auf keimende Samen beziehen:

Pflanze	Temperatur	Frischgewicht der Samen	Trockengewicht der Samen	CO_2 in 24 Std.	Also auf 1 g Trockengew. CO_2
Lactuca sativa . .	16° C	4,5 g	0,40 g	33 ccm	82,5 ccm
Papaver somniferum	„	5,8 „	0,45 „	55 „	122,0 „
Sinapis nigra . . .	„	8,5 „	0,55 „	32 „	58,0 „

Derselbe Autor fand für Knospen folgende Werte:

Pflanze	Temperatur	Frischgewicht	Trockengewicht	Kohlensäure in 24 Std. absolut	Kohlensäure in 24 Std. auf 1 g Trockengew.
Syringa	15° C	9,0 g	2,0 g	70 ccm	35 ccm
Ribes nigrum . .	„	7,0 „	1,25 „	60 „	48 „
Tilia europaea . .	„	4,0 „	0,70 „	46 „	66 „

Knospen atmen also schwächer als keimende Samen; letztere aber werden von Bakterien noch sehr übertroffen. Nach Stoklasa[17]) gibt 1 g Azotobacter chroococcum (Trockensubstanz) in 24 Stunden 1,27 g CO_2 ab und 1 g Bac. mesentericus vulgatus soll in der gleichen Zeit gar 13 g CO_2 bilden[18]); das Maximum bei Samen würde etwa 0,3 g in der gleichen Zeit betragen. Schon keimende Samen aber atmen, wenn man die CO_2-Produktion in bezug auf das Frischgewicht als Maßstab nimmt, etwa so stark wie der Mensch.

Neben den keimenden Samen sind namentlich auch die Blüten als Organe lebhafter Atmungstätigkeit bekannt. Saussure[19]) gibt folgende Sauerstoffvolumina an, die in 24 Stunden absorbiert wurden. Das Volumen des betreffenden Organs ist = 1 gesetzt. Man sieht, wie sehr die Atmung der Blüten die der Laubblätter übertrifft.

13) Plester 1912 Beitr. z. Biol. **11** 249.
14) Willstätter u. Stoll 1918 S. 87 zit. in Anm. 34 S. 178.
15) Aubert 1892 Rev. gén. bot. **4** 375.
16) Garreau 1851 Ann. sc. nat. (3) **15** 1.
17) Stoklasa 1908 Cbl. Bakt. II **21** 484.
18) Vignal zit. bei Czapek 1910 Ergebn. d. Phys. **9** 595.
19) Saussure 1804 Chem. Unters. über die Vegetation. Deutsch von Wieler. (Ostwalds Klassiker **15** u. **16**.) Leipzig 1899. Vgl. Sachs 1865 Experimentalphysiologie S. 277. Leipzig.

Pflanzen	Sauerstoff verbraucht in 24 Stunden durch Blüten	Geschlechtsorgane	Laubblätter
Cheiranthus cheiri	11,0	18,0	4,0
Tropaeolum majus	8,5	16,3	8,3
Passiflora serratifolia . . .	18,5	—	5,25
Cucurbita melopepo ♂ . . .	7,6	11—7 (Antheren)	—
„ „ ♀ . . .	3,5	4—7 (Narben)	—

Eingehender sind Blüten von MAIGE [20]) untersucht worden; Pistille weisen stets maximale Atmung auf, dann kommen die Staubblätter (besonders die Antheren), dann die Kelchblätter, dann erst die Kronblätter. Unter den Vegetationsorganen pflegt die Atmungsgröße der Laubblätter die des Stengels und der Wurzel zu übertreffen [21]).

Auch der Entwicklungszustand eines Organs beeinflußt die Atmungsgröße. In den oben mitgeteilten Tabellen SAUSSURES haben einige Blüten zur Zeit ihrer Oeffnung die maximale Atmungsintensität, während bei der Mehrzahl der Blüten die Atmung (auf das Frischgewicht bezogen) von Jugend ab fortgesetzt abnimmt [20]). Fruchtknoten aber pflegen nach der Bestäubung intensiver zu atmen [22]). Zwei weitere Beispiele demonstrieren eine solche Veränderung der Atmungsgröße während der Entwicklung; das erste ist gleichzeitig noch wegen der absoluten Atmungsgröße von Interesse:

Die Infloreszenz von Arum verbrauchte in sukzessiven Stunden folgende Mengen Sauerstoff (Kubikzentimeter) [16]):

Stunden	Exemplar 1	Exemplar 2	Exemplar 3
1	39	75	45
2	57	95	70
3	75	125	95
4	100	85	140
5	50	55	85
6	25	25	35
Zusammen	346	460	470
In 18 weiteren Stunden	184	230	300

Als zweites Beispiel für die Veränderung der Atmung mit der Entwicklung geben wir Resultate RISCHAVIS [23]) mit keimendem Weizen (Fig. 44). Eine ähnliche Kurve ließe sich auch aus den eben für Arum mitgeteilten Zahlen konstruieren. In beiden Fällen nimmt die Atmung mit der Zeit zu, um nach Erreichung eines Maximums wieder zu fallen.

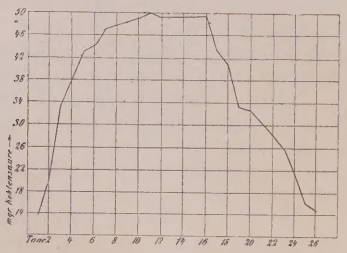


Fig. 44. Kurve der Kohlensäureabgabe pro Tag (in mg) von 40 Weizenpflänzchen bei 21° C. Nach RISCHAVI [23]).

Erwähnt sei noch, daß nach KNIEP [24]) Meeresalgen (Fucus) sich durch schwache Atmung auszeichnen, was jedenfalls zum Teil auf den Mangel an Interzellularen zurückzuführen ist (Erschwerung der O_2-Diffusion). Denn HARDER [25]) fand,

20) MAIGE 1911 Ann. sc. nat. (9) **14** 1.
21) NICOLAS 1909 Ann. sc. nat. (9) **10** 1.
22) WHITE 1907 Ann. of Bot. **21** 487.
23) RISCHAVI 1876 Versuchsstation **19** 321. Nachtr. Anm. s. auch FERNANDES zit. Anm. 10.
24) 1914 Int. Rev. f. Hydrobiol. **1** 38.
25) 1915 Jahrb. wiss. Bot. **56** 254. (Hier unter anderem auch der Nachweis, daß die Atmungsintensität der verschiedenen Arten ihrer Zuwachsgeschwindigkeit

daß derbe Algen schwächer atmen als feingebaute. Uebrigens findet Harder 2—3mal so hohe Werte als Kniep, für Grünalgen durchschnittlich 0,021, für Braunalgen 0,022, für Rotalgen 0,015 ccm aufgenommenen Sauerstoff pro Gramm Trockengewicht und Minute.

Ein ungefähres Bild von den Verschiedenheiten, die in bezug auf die Atmungsgröße herrschen, geben die angeführten Beispiele, obwohl sie zu einem genaueren Vergleich untereinander nicht geeignet sind, weil bald verbrauchter Sauerstoff, bald gebildete Kohlensäure, nach dem Volum oder nach dem Gewicht, bestimmt wurden, und weil sie manchmal auf Frisch-, manchmal auf Trockengewicht oder auf das Volum der atmenden Pflanzenteile berechnet wurden[26]). Streng genommen ist keine dieser Berechnungsweisen die richtige, denn wir werden sehen, daß gewisse Atmungsenzyme die nächste Ursache der Atmung sind. Deshalb würde es in erster Linie interessieren, zu erfahren, ob Beziehungen zwischen Atemgröße einerseits und der Konzentration des Enzyms wie des Atemmaterials andererseits existieren; da aber die Enzymmenge vom Protoplasma reguliert wird, wäre auch die Kenntnis der Plasmamenge wichtig, doch geben uns über diese weder Volum- noch Gewichtsbestimmungen irgendwelche Anhaltspunkte. Wir können nur sagen, daß sie in jugendlichen Organen relativ größer ist als in ausgewachsenen, und daß daher wenigstens zum Teil die Differenz in der Atmungsintensität der verschiedenen Entwicklungsstadien herrühren mag. Es ist aber auch sehr wahrscheinlich, daß eine bestimmte Protoplasmamenge, je nach dem Zustand, in dem sie sich befindet, mit verschiedener Intensität atmet. Vor allen Dingen hat man ja zwei Zustände des Plasmas zu unterscheiden, einen tätigen und einen ruhenden. Im ersteren befindet sich das Plasma während der Vegetationszeit, im zweiten während der Sommer- oder Winterruhe. Auch bei gleichen äußeren Bedingungen unterscheidet sich das ruhende Plasma der Knollen, Zwiebeln, Bäume etc. durch eine etwas geringere Atmungsintensität von dem tätigen[27]), solange aber die nötigen Außenbedingungen gegeben sind, hört kein Plasma gänzlich auf zu atmen.

Atmung und Assimilation. Das ist indes nicht immer leicht nachzuweisen, denn die Atmung kann durch andere Vorgänge verdeckt sein, so in Zellen, die Chlorophyll enthalten und Kohlensäure am Licht zerspalten; solche Zellen können, auch wenn sie atmen, doch fortfahren Sauerstoff auszugeben, oder es kann, wenn Atmung und Assimilation sich gerade die Wage halten, beim sog. „Kompensationspunkt“ (S. 330), jeder äußerlich nachweisbare Gaswechsel aufhören. Tatsächlich bemerkt man, daß mit Abnahme der Lichtintensität die Sauerstoffausgabe grüner Zellen sich vermindert, dann aufhört und endlich in eine Kohlensäureausgabe umschlägt. Die einfachste Erklärung für dieses Verhalten bietet sich bei der Voraussetzung, Atmung und Assimilation fänden gleichzeitig und unabhängig voneinander statt. Und wenn auch keine Bedenken existieren, in ein und derselben Zelle Reduktionen und Oxydationsvorgänge anzunehmen, so ist es doch schwer, diese Annahme exakt zu beweisen, denn es wäre möglich, daß die Atmung, die im Dunkeln am grünen Blatt leicht festzustellen ist,

ziemlich genau proportional ist. Aehnliches findet Noack (Anm. 11) bei thermophilen Pilzen.

26) Noack (Anm. 11) berechnet die Atmungsgröße nach der von 100 g Trockensubstanz in 24 Stunden gebildeten CO_2-Menge.

27) Simon 1906 Jahrb. wiss. Bot. **43** 1.

am Licht einfach erlischt. Die Erfahrungen, die man in der Beziehung an farblosen Geweben oder farblosen Organismen gemacht hat, haben, strenge genommen, keine Bedeutung. Vor längerer Zeit hat man schon versucht, die zwei antagonistischen Funktionen in anderer Weise zu trennen. Zuerst hat Cl. Bernard [28]) durch Chloroformdämpfe die Assimilation aufgehoben. Und in der Tat hat sich gezeigt, daß die Atmungsfunktion weniger leicht durch solche Gifte gestört wird als die Assimilation [29]). Es kann für sicher gelten, daß durch passende Verwendung von Aether die Chlorophylltätigkeit für eine gewisse Zeit aufgehoben wird, während die Atmung andauert und das betreffende Objekt am Leben bleibt [30]). Es wäre aber mehr als merkwürdig, wenn es gelänge, die Aetherisierung so einzurichten, daß zwar die Assimilation ganz aufgehoben wäre, die Atmung aber ganz unbeeinflußt bliebe. Bonnier und Mangin [31]) wollen das erreicht haben; in Anbetracht anderer Angaben müssen aber ihre Resultate, wie auch Willstätter und Stoll (1918; Anm. 34 auf S. 178) ausführen, Bedenken erwecken und können höchstens durch einen ganz besonders glücklichen Zufall erhalten worden sein. Mehrfach hat man nämlich beobachtet, daß die Atmung durch schwache Aetherisierung gesteigert, durch starke herabgesetzt wird [32]). Die Möglichkeit des Gleichbleibens der Atmung narkotisierter Blätter liegt also vor; es ist aber nur durch Zufall erreichbar, und Versuche mit derartigen Blättern können nicht die Bedeutung beanspruchen, die ihnen Bonnier und Mangin zuschreiben. — Die Ersetzung des Aethers durch Blausäure ist auch nicht möglich, da Schroeder [33]) gezeigt hat, daß dieser Stoff die Atmung, wenigstens bei Aspergillus, herabdrückt [34]).

Wenn es also an direkten Beweisen für die Fortdauer der Atmung chlorophyllhaltiger Zellen am Licht fehlt, so gibt es doch indirekte. Man beobachtet nämlich nicht selten in der grünen Zelle während lebhafter Assimilation Fortdauer von Protoplasmabewegung und Wachstum, zwei Erscheinungen, die anderwärts meistenteils an die Atmung gebunden sind.

Kompensationspunkt. Noch einige Worte über das Verhältnis der Assimilations- zur Atmungsgröße, sowie die Lage des Kompensationspunktes, zum Teil in Ergänzung früherer Ausführungen (S. 215). Sonnenpflanzen, z. B. der Senf, die bei 20° und guter Beleuchtung pro 50 qcm Blattfläche in 1 Stunde 6 mg CO_2 assi-

28) Cl. Bernard 1878 Leçons sur les phénomènes de la vie **1** 278. Paris. Ueber den Einfluß von Chloroform auf atmende Blätter: Thoday 1913 Ann. of Bot. **27** 699. S. auch S. 244 Warburg u. Negelein Anm. 44.

29) Das gilt auch für die Abhängigkeit beider Prozesse von erhöhter Temperatur. Kreusler (1890 Landwirtsch. Jahrb. **19** 649) fand bei 50° Sistierung der Assimilation, Fortgang der Atmung. Dazu Meyer 1913 Zeitschr. f. Bot. 5 225.

30) Ewart 1896 Journ. Lin. Soc. **31** 408.

31) Bonnier et Mangin 1884 Ann. sc. nat. (6) **19** 217.

32) Elfving 1886 Oefversigt Finsk. Vet. Soc. Förh. **28**. Johannsen 1896 Bot. Cbl. **68** 337. Morkowin 1899 Rev. gén. de bot **11** 289. Hempel 1911 Mém. Acad. Copenhague (7) **6** 213. Palladin (1910 Jahrb. wiss. Bot. **47** 431) sieht in der Beschleunigung der Atmung durch Spuren bestimmter Gifte die „Beseitigung eines Sperrhakens"; d. h. die Giftspuren sollen die Atmung nicht katalytisch beschleunigen, sondern den regulierenden Einfluß der lebenden Substanz auf die Atmungsenzyme hemmen, so daß eine gesteigerte Ueberführung von Enzymvorstufen in Enzyme vor sich geht (s. auch Lindner 1915 Jahrb. wiss. Bot. **55** 1).

33) Schroeder 1907 Jahrb. wiss. Bot. **44** 409. Weitere Angaben über Beeinflussung von Atmung durch HCN folgen später.

34) Ueber die Versuche Garreaus (Anm. 16), die Atmung in belichteten, grünen Zellen zu beweisen, s. die Kritik von Blackman 1895 Trans. Phil. Soc. B **186** 502.

milieren, atmen gleichzeitig 0,8 mg CO_2 aus. Schattenpflanzen aber (Sauerklee) assimilieren unter gleichen Bedingungen 0,8 mg CO_2, atmen 0,15 mg CO_2 aus. Das Verhältnis Assimilation : Atmung ist also im ersten Fall = 7,5, im zweiten = 5. — Senkt man nun die Beleuchtung bis Assimilation = Atmung wird, so bleibt dabei die Atmung (annähernd) konstant, und da diese bei Sonnenpflanzen größer als bei Schattenpflanzen ist, liegt bei ersteren der Kompensationspunkt bei höherer Lichtintensität, nämlich 100 Bunseneinheiten, als bei letzteren, nämlich 20 Bunseneinheiten[35]). Angaben über die Lage des Kompensationspunktes bei submersen Gewächsen verdanken wir Plaetzer (Anm. 65 S. 215). Bei 20° lag er für Myriophyllum bei 130 MK, für Cabomba bei 55 MK, für Spirogyra bei 174 MK, Cladophora bei 253 MK, endlich bei den Wassermoosen Fontinalis bzw. Cinclidotus bei 150 bzw. 400 MK. Bei einer Temperatur von 5° lag er wesentlich tiefer, für Spirogyra bei 27, Fontinalis bei 40 MK. Hören wir weiter, daß er für Helodea im Winter bei 18, im Sommer aber trotz gleicher Versuchstemperatur bei 2 MK lag, so lernen wir nicht nur gewaltige, vorläufig nicht recht erklärliche spezifische Unterschiede, sondern auch weitgehende Abhängigkeit von jahreszeitlichen und Ernährungseinflüssen kennen. Im allgemeinen wird Reichtum an Assimilaten die Atmungsgröße heben, die Assimilation senken und so den Kompensationspunkt auf eine höhere Beleuchtungsintensität verschieben. Außerdem spielt nach Harder[36]) eine wesentliche Rolle die Frage, ob die Pflanze vor dem Versuch an stärkere oder schwächere Beleuchtung adaptiert war, da hiervon die Assimilationsenergie abhängt.

Wenn somit auch unter normalen Bedingungen der **Atmungsgaswechsel** bei weitem nicht so intensiv ist, wie der Assimilationsgaswechsel, so könnte er doch mit der Zeit dahin führen, daß ein Pflanzenteil Mangel an Sauerstoff litte oder schädliche Mengen von Kohlensäure enthielte. Kohlensäure ist imstande, bei einer gewissen Anhäufung wichtige Funktionen der Pflanze zu stören, so daß sich die Wegschaffung der bei der Atmung entstandenen Gase als Notwendigkeit für die Pflanze ergibt. Sehr einfach gestaltet sich das im assimilierenden Laubblatt; wenn in der Nacht eine Anhäufung von CO_2 entstanden sein sollte, so wird diese sofort am Morgen mit dem Einsetzen der Assimilation verschwinden; auch sorgen die reichlich vorhandenen Interzellularen in Verbindung mit den Spaltöffnungen für gute Durchlüftung. Schwieriger erscheint der Gaswechsel in unterirdischen Organen. Auch hier ist die einzelne Zelle für Abgabe und Aufnahme von Gasen im allgemeinen auf die Interzellularen angewiesen. Da diese aber meistens ohne direkte Ausführgänge sind, müssen entweder die Gase weite Strecken zurücklegen, um an die Stomata zu gelangen, oder sie müssen auf dem Wege der Diffusion durch die Epidermis wandern. Einer solchen Durchwanderung setzt nun vielfach die Epidermisaußenwand unterirdischer Organe einen geringeren Widerstand entgegen als die des Laubblattes; auf die Permeabilität der Wurzelspitzen für Wasser und auch für CO_2 ist schon früher hingewiesen worden. Und was den Sauerstoff betrifft, so wird er schon wegen der ansehnlichen Partiärpressung leicht durch die Außenwand der Zelle hindurchgehen. Zweifel in dieser Hinsicht wären allenfalls für Wasserpflanzen berechtigt, weil bei ihnen der Sauerstoff der Umgebung eine geringere Spannung hat. Hoppe-Seyler[37]) fand im Liter Bodenseewasser in 2 m Tiefe bei 14° C und 725 mm Luftdruck 6,73 ccm Sauerstoff, also nur etwa den 30. Teil von der Menge, die im Liter Luft enthalten ist. Am ungünstigsten in Beziehung auf Sauerstoffgewinn sind im Schlamm lebende Wurzeln und Rhizome gewisser Pflanzen gestellt. Sie bilden nicht selten be-

35) Boysen-Jensen zit. Anm. 117 S. 198.
36) 1923 Ber. Bot. Ges. **41** 174, u. 1923 Zeitschr. f. Bot. **15** 305.
37) Zit. nach Oltmanns 1923 Algen **3** 243. 2. Aufl. Jena. S. auch Minder 1923 Arch. f. Hydrobiol. Suppl.-Bd. **3** 207.

sondere Organe („Atemwurzeln") aus, die direkt an die Luft oder wenigstens in sauerstoffreiche Wasserschichten dringen und dort den nötigen Gasaustausch bewerkstelligen (S. 50). Tatsächlich lehrt die Untersuchung der Gasräume aller Pflanzen, oberirdischer, unterirdischer und submerser, daß es im allgemeinen nicht zu einer nennenswerten Kohlensäureanhäufung und ebensowenig zu einem Sauerstoffmangel kommt, so daß also die der Pflanze zur Verfügung stehenden Mittel zur Erzielung eines Gaswechsel ausreichen. Ein Kohlensäuregehalt von 5 Proz., ein Sauerstoffgehalt von nur 8 Proz. dürfte in Interzellularen wohl nur selten erreicht werden[38]); daß es auch im Innern der einzelnen Zelle nicht an Sauerstoff fehlt, bewiesen Pfeffer und Celakovsky[39]). Pfeffer studierte ein im Zellsaft von Vaucheria lebendes Rädertier, das sich unter normalen Verhältnissen lebhaft bewegte, seine Bewegungen aber sistierte, wenn die O_2-Zufuhr von außen her abgeschnitten wurde. Celakovsky beobachtete die vom O_2-Zutritt abhängige Protoplasmabewegung von Tradescantiazellen, die von Myxomycetenplasmodien aufgenommen waren, und fand sie im Innern des Schleimpilzes unverändert.

Atmungsquotient[40]). Wir fragen nun nach dem Material, das zur Verbrennung gelangt und nach den Verbrennungsprodukten. In vielen Fällen läßt sich zeigen, daß während der Atmung Kohlehydrate (Stärke oder Zucker) verschwinden. Wird Zucker vollständig verbrannt, so muß man als Endprodukt Kohlensäure und Wasser erwarten. Aus der Formel

$$C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2 = 6\,CO_2 + 6\,H_2O + 674\,000 \text{ Kal.}$$

folgt, daß für den aufgenommenen Sauerstoff ein gleiches Volumen Kohlendioxyd gebildet werden muß. In der Tat hat man in vielen Fällen den Respirationquotienten $\frac{CO_2}{O_2} = 1$ gefunden, nicht nur bei Blütenpflanzen, sondern auch bei Meeresalgen (Kniep, Harder), oder bei den verschiedensten Pilzen[41]), auch bei thermophilen (Noack), falls sie Kohlehydrate als Atmungsmaterial zur Verfügung haben und diese bei der Atmung total oxydiert werden. Die gleichzeitige Bildung von Wasser ist ebenfalls nachweisbar. Schon Saussure[19]) hatte bemerkt, daß keimende Samen einen größeren Gewichtsverlust erleiden, als man nach der Menge der gebildeten Kohlensäure erwarten sollte, und glaubte, daß es sich um Wasser handle, „das ehemals an die Substanz des Samens gebunden war". Laskowsky[42]) wies dann die Entstehung des Wassers nach und fand es auch ungefähr in der Menge, wie man es nach der obenstehenden Formel erwarten muß.

Es wäre aber falsch, in der Tatsache, daß der Respirationsquotient bei vielen Pflanzen = 1 ist, den Beweis dafür finden zu wollen, daß

38) Ausnahmen siehe Czapek 1913 Biochemie **1** 424. Ueber die durch den Mangel an Interzellularen bedingte geringe Atmungsintensität bei derbgebauten Meeresalgen s. S. 328.

39) Pfeffer 1889 Abh. math.-phys. Kl. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. **15** 449 Celakovsky 1892 Flora **76** 194.

40) Nachtr. Anm. s. auch Fernandes Anm. 10.

41) Lindner Anm. 32; sorgt man nicht dauernd für genügende Zuckerzufuhr, so ändert sich der Quotient, weil dann der Pilz andere, von ihm aus Zucker gebildete Stoffe zu veratmen beginnt. — Ueber Trehalose als Atmungsmaterial von Pilzen s. Iwanoff Anm. 64 auf S. 269.

42) Laskowsky 1874 Versuchsstat. **17** 219.

hier ausschließlich Kohlehydrate veratmet werden. Es könnte ja diese Größe einen Mittelwert darstellen und dieser könnte aus mehreren Prozessen resultieren, deren jeder einzelne einen von 1 abweichenden, teils zu großen, teils zu kleinen Wert gibt.

Zur Untersuchung des Atmungsmaterials eignen sich nun besonders die Pilze, bei denen man es in der Hand hat, mit der Nahrung bald dieses bald jenes Atmungsmaterial dem Organismus darzubieten. Wir verdanken u. a. PURIEWITSCH[43]) Versuche in dieser Hinsicht mit Aspergillus; die folgende Tabelle gibt eine Uebersicht:

Verhältnis $\frac{CO_2}{O_2}$ bei Aspergillus

Nährstoff	1 %	1,5—2 %	3 %	5 %	10 %	15—17 %	20—25 %
Glukose	0,9	0,9	—	1,06	1,18	0,73	—
Rohrzucker	0,87	—	—	0,96	1,02	—	0,83
Raffinose	0,91	—	0,66	—	—	—	—
Stärke	0,68	0,55	—	—	—	—	—
Glyzerin	—	0,77	—	0,78	0,69	—	—
Mannit	0,66	—	—	0,49	0,65	—	—
Tannin	0,91	—	—	0,50	0,43	—	—
Weinsäure	—	1,59	1,52	1,78	1,6**)	—	—
Milchsäure	0,69	0,89	0,98*)	—	—	—	—

*) Gilt für 4 Proz. **) Gilt für 7 Proz.

Läßt sich auch aus diesen Versuchen keine gesetzmäßige Abhängigkeit des Quotienten von der Quantität und von der Konstitution des Atmungsmaterials ableiten, so zeigen sie doch, wie außerordentlich variabel hier der Quotient ist, der bei der Mehrzahl der untersuchten höheren Pflanzen — Ausnahmen werden wir noch kennen lernen — sich in der Nähe von 1 bewegt. Wichtig ist die weitere Tatsache, daß im einzelnen Versuch mit einem bestimmten Mycel (oben sind Mittelwerte angegeben), das nacheinander in verschiedene Nährlösungen gebracht wurde, die Schwankungen in der CO_2-Abgabe denen in der O_2-Aufnahme durchaus nicht parallel gehen[44]). Waren diese Schwankungen für die Sauerstoffaufnahme geringe (bis zu 35 Proz.), so bewegten sie sich für die Kohlensäureabgabe in viel weiteren Grenzen (28—120 Proz.). Die beiden Prozesse, die bei der chemischen Verbrennung so unmittelbar aufeinanderfolgen, daß wir sie als gleichzeitige betrachten können, sind in der physiologischen Verbrennung weiter voneinander getrennt. Diese ist also kein einfacher Prozeß, vielmehr liegen zwischen O_2-Aufnahme und CO_2-Abgabe mancherlei intermediäre Reaktionen, die je nach Umständen verschieden ausfallen. Sehr häufig bleibt der Quotient $\frac{CO_2}{O_2}$ hinter dem Wert 1 zurück, es verbleibt also in der Pflanze Sauerstoff, das läßt darauf schließen, daß hier aus dem Atmungsmaterial nicht die Endprodukte der Verbrennung entstehen, sondern wenigstens zum Teil andere Substanzen; man wird vor allen Dingen an **Bildung organischer Säuren** denken. Das Vorkommen solcher ist denn auch bei Pilzen lange bekannt[45]).

43) PURIEWITSCH 1900 Jahrb. wiss. Bot. **35** 573.

44) Ueber analoge Versuche mit thermophilen Pilzen s. NOACK Anm. 11.

45) Vgl. darüber auch die Ausführungen auf S. 303 Anm. 18. Ueber oxydative Bildung von Brenztraubensäure vgl. auch BEIJERINCK u. FOLPMERS 1916 Kon. Akad. v. Wetsch. Amsterdam **18** 1198. GRAB 1921 Biochem. Zeitschr. **123** 69.

Besonders häufig finden wir die Bildung von Oxalsäure, und eine umfangreiche Studie von WEHMER[46]), an die sich weitere Untersuchungen verschiedener Autoren anschließen, hat uns diesen Vorgang verständlich gemacht. Unter den Pilzen ist namentlich Aspergillus niger als starker Bildner von Oxalsäure bekannt, und mit ihm sind fast alle Versuche ausgeführt. — Als wichtigstes Resultat heben wir hervor, daß die Säurebildung kein notwendiger Prozeß ist, sondern nur unter ganz bestimmten Bedingungen auftritt. Man könnte glauben, daß in erster Linie mangelhafte Sauerstoffzufuhr zu einer unvollständigeren Veratmung, als welche man die Bildung von Oxalsäure an Stelle von Kohlensäure bezeichnen kann, führen müsse; das trifft aber nicht zu, die Bildung von Oxalsäure ist vielmehr in weiten Grenzen von der Sauerstoffzufuhr unabhängig[47]).

Von Einfluß auf ihr Entstehen ist zunächst die Temperatur[48]). Beim Temperaturoptimum (über 30° C) bildet der Pilz ebenso Oxalsäure wie bei Zimmertemperatur, verbrennt aber auch die entstandene Säure sofort weiter; man kann durch künstlichen Zusatz der Säure zeigen, daß er bei so hoher Temperatur ein stärkeres Oxydationsvermögen hat. Durch Zugabe von Kalkkarbonat kann man ferner die Säure als Kalkoxalat „abfangen“ und beweisen, daß sie stets als Zwischenprodukt auftritt. Bei Zimmertemperatur gezüchtet, verhält sich der Pilz verschieden je nach der Zusammensetzung der Nährlösung, in der er kultiviert wird. Enthält diese z. B. Kohlehydrate, so tritt eine starke Bildung von freier Oxalsäure auf, die aber nur so lange erfolgt, bis eine gewisse Säuerung des Substrates eingetreten ist. Für gewöhnlich erfolgt dieser Stillstand bei einem Gehalt von 0,3 Proz. Oxalsäure in der Nährlösung. Nach ELFVING produzieren Pilzdecken, die man auf reine Zuckerlösungen ohne Nährsalze legt, gleichfalls freie Oxalsäure, die später wieder oxydiert wird (1921 Ref. in Zeitschr. f. Bot **13** 41). Durch Zusatz freier Säuren zur Kultur, oder bei Verwendung von Nährstoffen, deren Verarbeitung durch den Pilz zur Säurebildung führt, wird die Produktion freier Säure aufgehoben. Dagegen geht sie unausgesetzt weiter, wenn säurebindende Stoffe (z. B. Karbonate oder alkalisch reagierende Phosphate) in der Kultur gegeben sind, oder wenn ähnlich wirkende Stoffe durch den Stoffwechsel des Pilzes entstehen, wie z. B. Ammoniak bei Peptondarreichung[49]). Da nun bei einer unvollkommenen Oxydation, wie sie bei Oxalsäurebildung stattfindet, offenbar das Atmungsmaterial weniger ausgenutzt wird als bei Bildung von Kohlensäure, so kann man fragen, ob sich diese mangelhafte Ausnutzung nicht im Wachstum des Pilzes geltend macht. Die Zunahme der Pilztrockensubstanz ist aber mit und ohne Oxalsäurebildung die gleiche[50]), die für Ernährung und Atmung verloren gehende Oxalsäure hat eben keinen großen Wert; sie kann den meisten heterotrophen Pflanzen nicht als C-Quelle dienen, eine Ausnahme macht der schon erwähnte Bac. extorquens (S. 314). Dagegen hat die in freiem Zustande aus dem Pilzmycel ausgeschiedene Säure für dieses biologische Bedeutung, da sie giftig auf andere Organismen wirkt. Die Oxalsäure ist bei vielen Pilzen die Waffe, mit der andere Pflanzen getötet und dann ausgenutzt werden[51]). Sie dient aber auch als Kampfmittel gegen andere Pilze, die auf dem gleichen Nährboden konkurrierend auftreten[52]). Uebrigens kann Aspergillus (wie auch Penicillium) statt oder neben

46) WEHMER 1891 Bot. Ztg. **49** 233 (1894 Autorref. Bot. Cbl. **57** 104); 1906 Ber. Bot. Ges. **24** 381. BENECKE 1907 Bot. Ztg. **65** II 73. Derselbe in LAFAR Handb. d. techn. Mykologie **1** 317.

47) Ueber die Beeinflussung der Bildung organischer Säuren durch Zinksalze, die eventuell aus dem Glas der Kulturkolben stammen können, s. LAPPALAINEN zit. Anm. 6.

48) Rücksichtlich des Einflusses der Temperatur verhalten sich nach WEHMER verschiedene Sippen des Aspergillus niger verschieden. Ueber ernährungsphysiologisch differente Sippen dieses Pilzes vgl. ferner BRENNER 1914 Cbl. Bakt. II **40** 655 u. WEHMER 1919 ebenda **49** 145.

49) Angaben über das Verhältnis Erntegewicht: NH_3-Bildung aus Pepton macht BUTKEWITSCH 1922 Biochem. Zeitschr. **129** 445.

50) Vgl. dazu aber RITTER S. 307 Anm. 50.

51) DE BARY 1886 Bot. Ztg. **44** 377.

52) REINHARDT 1892 Jahrb. wiss. Bot. **23** 517.

Oxalsäure auch Zitronensäure bilden. Aspergillus führt unter Umständen bis zu 30 Proz. des gebotenen Zuckers in diese Säure über[53]).

Die Bildung von Zitronensäure aus Zucker im Stoffwechsel der Pilze ist nicht nur wegen der technischen Bedeutung der Säure beachtenswert, sondern hat auch rein physiologisches Interesse, da die abweichende Struktur der Zitronensäure ihre Ableitung vom Zucker schwer begreiflich[54]) macht. Daß auch verschiedene andere Pilze, so Citromyces, Zitronensäure bildet[55]) und diese dann auch wieder selbst verzehrt[56]), ist schon lange bekannt. Citromyces aber säuert sein Substrat bis zu einem Gehalt von 4 Proz. Zitronensäure an. Nach Mazé[57]) soll die Säure nicht aus Zucker, sondern aus dem Eiweiß alternder Zellen entstehen, denen jüngere bei Mangel anderer N-Verbindungen Stickstoff entnehmen. Wehmer[58]) und Butkewitsch[59]), welche die Säure für ein übliches Stoffwechselprodukt des gesunden Pilzes halten, treten diesen Angaben entgegen. Uebrigens soll nach Elfving auch die Oxalsäure nicht aus Zucker, sondern aus organischen, stickstoffhaltigen Körpern sich bilden. Vermutlich ist diese Anschauung Elfvings mit der von Wehmer nicht unvereinbar. Noch sei erwähnt, daß Wehmer einen Aspergillus, der freie Fumarsäure bildet, als A. fumaricicus bezeichnet (1918 Jahresber. ang. Bot. **16** 61).

Auch bei den höheren Pflanzen ist die Oxalsäurebildung sehr verbreitet, wie das aus der Häufigkeit löslicher Oxalate[60]) und des oxalsauren Kalkes hervorgeht. Während man früher vielfach die Meinung vertrat, die Aufgabe der Oxalsäure liege hier darin, den Kalk zu binden und so etwa die mit ihm verbunden gewesene Salpetersäure zur Eiweißbildung frei zu machen, geht aus den Arbeiten von Amar und Benecke[61]) hervor, daß die Bildung der Oxalsäure bei grünen Pflanzen im wesentlichen in der gleichen Weise erfolgt wie bei den Pilzen. Sie ist also ein intermediäres Produkt der Atmung, das weiter verbrannt werden kann, das aber in unlöslicher Verbindung festgelegt wird, wenn ein Ueberschuß von Kalk in der Zelle gegeben ist. Deshalb ist es gelungen, viele normalerweise oxalatführende Pflanzen oxalatfrei oder oxalatarm zu erhalten, wenn man ihnen nicht mehr als das unentbehrliche Minimum von $Ca(NO_3)_2$ bot (Amar) oder wenn man ihnen die Salpetersäure als Ammoniumsalz darreichte und umgekehrt kann man in oxalatarmen Pflanzen durch Zufuhr von $CaCO_3$ reichliche Oxalatbildung („Adventivoxalat" Stahls) erzwingen (S. 245)[62]).

Wie schon S. 314 gesagt ist, kann man in Weizenmehl, im Sauerampfer, im Preßsaft von Sonnenblumen, in Kulturen des Bac. extorquens ein Enzym nachweisen, das Oxalsäure unter CO_2-Bildung abbaut, also der Karboxylase vergleichbar ist. Seine Wirkung ist an O_2-Zutritt gebunden, sein Optimum liegt bei 35°, es folgt der Schützschen Regel (S. 267)[63]).

53) Butkewitsch 1922 Biochem. Zeitschr. **129** 455 u. 464; 1923 **136** 224 (da Lit.).

54) Vgl. auch Franzen 1910 Sitzungsber. Heidelb. Akad. 9. Abh. S. 43 u. f. und Ref. von Wehmer 1911 Zeitschr. f. Bot. **3** 126.

55) Wehmer 1894 Beitr. z. Kenntnis einheimischer Pilze **1**. Jena.

56) Butkewitsch 1922 Biochem. Zeitschr. **131** 327 (der Abbau erfolgt über Oxalsäure).

57) 1904 Ann. Inst. Pasteur **18** 553.

58) Lafars Techn. Mykologie **4** 248.

59) 1922 Biochem. Zeitschr. **131** 338; **129** 455 (Ausnutzung von Pepton durch Citromyces).

60) Molisch 1918 Flora **111/112** 60. Patschowsky 1918 Ber. Bot. Ges. **36** 542.

61) Amar 1902 Ann. sc. nat. (8) **19** 195. Benecke 1903 Bot. Ztg. **61** 79.

62) Patschovsky 1919 Biol. Cbl. **39** 481.

63) Zaleski u. Reinhard 1911 Biochem. Zeitschr. **33** 449. Bassilik 1917 Bull. Acad. Crac. 203. Stähelin 1919 Biochem. Zeitschr. **96** 1. — Ueber Oxydation der Oxalsäure an Oberflächen s. S. 345. Der durch Uransalze katalysierte oxydative Abbau der Oxalsäure führt zu CO. — Ueber die Frage der CO-Bildung bei der Atmung siehe u. a. Langdon u. Gailey 1920 Bot. Gaz. **70** 230.

Auch abgesehen von der Oxalsäure und dem Oxalat finden sich bei fast allen Pflanzen Säuren[64]). Und wenn die Säurebildung gelegentlich vielleicht auch auf dem Wege der Synthese[65]), häufig auch durch hydrolytische Spaltung (Fett, Eiweiß!) erfolgt, so dürfte sie doch meistens mit der Atmung zusammenhängen. Im allgemeinen aber tritt die Bildung der organischen Säuren bei der Atmung quantitativ hinter der Kohlensäureproduktion zurück, und nur bei manchen Sukkulenten kann man organische Säuren in so großem Maßstabe entstehen sehen, daß die Bildung von Kohlensäure zunächst wenigstens ganz sistiert wird. Die schon lange bekannte nächtliche Säureanreicherung der Blätter dieser Pflanzen ist durch die Untersuchungen von Ad. Mayer, G. Kraus, Warburg und Aubert[66]) dem Verständnis näher gebracht worden. Im Dunkeln nehmen diese Pflanzen Sauerstoff auf, ohne Kohlensäure im gleichen Verhältnis auszugeben: die sie umgebende Atmosphäre nimmt also an Volumen ab. Es tritt bei den Cacteen und Crassulaceen Apfelsäure, bei den Mesembryanthemeen Oxalsäure auf, und die Säurebildung erfolgt in so reichlichem Maße, daß man sie schon durch den Geschmack der Blätter wahrnehmen kann. Im Extrem ist dann $\frac{CO_2}{O_2} = 0$, d. h. es entstehen nur organische Säuren und keine Kohlensäure. Mit länger andauernder Verdunkelung, auch mit Zunahme der Temperatur nimmt die Größe des Quotienten zu, ohne indes den Wert 1 zu erreichen. Eine dauernde Bildung solcher Säuren würde ja zu schweren Schädigungen führen, der die Pflanze entgeht, indem sie nach Erreichung eines bestimmten Grenzwertes allmählich zu normaler Atmung mit Kohlensäurebildung übergeht. Schon diese Tatsache beweist, daß wir es hier mit einer besonderen Befähigung der Sukkulenten zu tun haben, und daß die Säurebildung nicht etwa auf ungenügender Sauerstoffzufuhr beruhen kann. Die Vermutung liegt nahe, die Sukkulenten könnten, wie die Pilze, Vorteile von der Säurebildung haben. Das ist in der Tat der Fall, doch ist der Nutzen der Säurebildung hier ein ganz anderer als bei jenen. Die Säuren zerfallen nämlich am Sonnenlicht, sowohl wenn sie in reinen Lösungen exponiert werden, als auch ganz besonders bei Gegenwart gewisser beschleunigender Stoffe, die katalytisch wirken[67]). Es wird Kohlensäure gebildet, und diese kann nun sofort assimiliert werden. Während also bei den gewöhnlichen Pflanzen die Atmungsprodukte aus der Pflanze entweichen, werden sie bei den Sukkulenten in den Blättern zurückgehalten, und Kohlensäure entsteht erst in dem Moment, wo sie auch wieder verwertbar ist. Offen-

64) Franzen 1923 Biochem. Zeitschr. **135** 183 u. 385 (Aepfel- und Zitronensäure); **136** 291 u. 327 (Wein- und Bernsteinsäure).

65) Vgl. Franzen 1910 zit. in Anm. 54. Steinmann 1917 Zeitschr. f. Bot. **9** 1. Meyer zit. in Anm. 47 auf S. 245.

66) Ad. Mayer 1875–87 Versuchsstat. **18** 410; **21** 277; **30** 217; **34** 127. G. Kraus 1886 Abhandl. Naturforsch. Ges. Halle **16**. Warburg 1886 Unters. Tübingen **2** 53. Aubert 1892 Rev. gén. bot. **4** 203. — Nach Franzen (1922 Zeitschr. f. physiol. Chemie **122** 3) tritt neben Aepfelsäure auch Malyläpfelsäureanhydrid auf. Da beim Zusammentritt zweier Moleküle Säure zu einem Molekül Anhydrid zwei Karboxylgruppen verschwinden, hat die Pflanze in diesem Zusammentritt vielleicht ein Mittel, um die Azidität des Zellsaftes, ohne daß Basen disponibel sind, herabzuregulieren.

67) Spöhr 1913 Biochem. Zeitschr. **57** 95 (Photolyse der Aepfelsäure im Licht der Sonne und der Quecksilberbogenlampe).

bar ist die Versorgung der fleischigen Blätter mit CO_2 aus der Luft mit Schwierigkeiten verbunden, wegen der im Verhältnis zum Volumen geringen Oberfläche. Nur kurz erwähnen wollen wir die Tatsache, daß sukkulente Blätter auch hinsichtlich des assimilatorischen Gaswechsels eigenartige Verhältnisse zeigen können; man kann aus begreiflichen Gründen an ihnen bei der Assimilation einen Wert für $\frac{O_2}{CO_2}$ konstatieren, der von dem üblichen (S. 172) abweicht und 2 erreichen kann. Bei Beginn der Assimilation am Morgen scheiden sie sehr viel mehr O_2 ab, als sie CO_2 aufnehmen, ja sie können sogar im CO_2-freien Raum mit der Sauerstoffabgabe so lange fortfahren, als ihnen aus dem eigenen Betrieb entstehende CO_2 zur Verfügung steht; durch lange Versuchsdauer, während welcher der Vorrat an organischen Säuren mehr und mehr schwindet, gelingt es aber, den Quotienten von 2 auf ca. 1,1 herabzudrücken, also dem normalen Wert anzunähern [68]). Offenbar gibt es unter den lederartigen Blättern zahlreiche Uebergänge zwischen dem normalen Blatt und dem fleischigen Blatt der Sukkulenten.

Es liegen also bei den Sukkulenten, wie bei den genannten Pilzen in der Säurebildung Anpassungen vor, die vom chemisch-physiologischen Standpunkt aus nicht zu begreifen sind. Die Säurebildung hat dieselbe allgemeine Bedeutung wie die vollkommene Verbrennung organischer Substanz anderwärts, aber sie hat noch eine Nebenbedeutung, die den Vorgang biologisch von der normalen Atmung trennt. Es mögen aber noch vielfach durch den abbauenden Stoffwechsel Produkte in der Pflanze entstehen, die ökologischen Zwecken dienen, und vielleicht werden gerade organische Säuren ganz allgemein in ähnlicher Weise regulatorisch, d. h. bis zu einem gewissen Grenzwert gebildet, etwa um die Turgeszenz der Zellen zu ermöglichen. Es ist ja die Bildung z. B. von Oxalsäure aus Glukose ein Mittel, um den osmotischen Wert einer Zelle auf die dreifache Höhe zu bringen.

Wir haben gesehen, daß Abweichungen von dem typischen Wert des Respirationsquotienten durch ungewöhnliche Atmungsprodukte erzielt werden können; sie können aber auch durch abweichende Konstitution des Atmungsmaterials bedingt sein.

Fettveratmung. In vielen Samen werden große Mengen von Fett magaziniert, also Stoffen, die sauerstoffärmer sind als die Kohlehydrate. Bei der Keimung der Samen werden die Fette verbrannt; schon Saussure hat dabei eine Aufnahme von Sauerstoff wahrgenommen, die sehr viel beträchtlicher ist als die Ausscheidung von Kohlensäure; der Atmungsquotient ist also kleiner als 1. Bonnier und Mangin [70]) fanden z. B. bei Linum an sukzessiven Tagen die Werte: 0,30, 0,34, 0,39, 0,40, 0,63, 0,64. Die Absorption von Sauerstoff, die sogar zu einer Zunahme der Trockensubstanz führen kann [69]), findet also besonders in den ersten Tagen der Keimung statt; später, wenn die Fette zu Kohlehydraten geworden sind, wird der Wert $\frac{CO_2}{O_2}$ allmählich 1; er beträgt z. B. an Pflänzchen von 3,5 cm Länge schon 0,81, erreicht somit eine Größe, wie man sie auch sonst an Pflanzen, die aus dem Keimstadium heraus sind, beobachten kann (z. B. bei Pinus) [70]).

Umgekehrt wird bei der Bildung des fetten Oeles aus Kohlehydraten in reifenden Samen eine Zunahme des Atmungsquotienten

68) Willstätter u. Stoll 1918 S. 339, s. Anm. 34 S. 178.
69) Detmer 1880 Physiologie der Keimung S. 335. Jena.
70) Bonnier u. Mangin 1884 S. 240; zit. S. 172 Anm. 8.

zu erwarten sein; in der Tat fand ihn GERBER[71]) z. B. für Ricinus bis zu 4,71[72]).

Auf die Konstatierung der Zuckerbildung auf dem Wege der Oxydation ist ein besonderer Wert zu legen, weil diese Tatsache zeigt, daß die physiologische Einteilung der Stoffe mit der chemischen Klassifizierung durchaus nicht übereinstimmen muß, da ein und derselbe Stoff, als Assimilationsprodukt im aufbauenden und als Atmungsprodukt im abbauenden Stoffwechsel entstanden sein kann. Uebrigens findet man nicht immer bei der Keimung fetthaltiger Samen, wie z. B. bei der Zwiebel, Zucker; er fehlt bei Cannabis, wo er zwar auch gebildet, aber rasch in Stärke umgewandelt wird. Stärke und Zucker dienen dann fernerhin ebensowohl zur Unterhaltung der Atmung wie als Baustoffe zur Herstellung von Zellmembranen.

Eiweißveratmung. Kohlehydrate und Fette können sich also auch als Atmungsmaterial der Pflanze vertreten. Entsprechendes ist für die Tiere bekannt. Hier genügen diese Stoffe indes nicht zur Erhaltung des Lebens, vielmehr ist dieses an einen ständigen Zerfall, an fortdauernde Oxydation von Eiweiß gebunden; dementsprechend scheidet das Tier auch stickstoffhaltige Körper, wie Hippursäure, Harnstoff und Harnsäure als Stoffwechselprodukte aus. Es frägt sich daher, ob auch in der Pflanze Eiweiß veratmet wird oder veratmet werden muß. Daß Eiweiß bzw. Pepton als Atmungsmaterial dienen kann, ist für Pilze leicht nachzuweisen. Aspergillus niger vermag seinen gesamten C- und N-Bedarf zu gewinnen, wenn ihm Pepton oder Aminosäuren als alleinige organische Substanz zur Verfügung stehen. Unter diesen Umständen muß natürlich die sonst vom Zucker geleistete Funktion von diesen Stoffen übernommen werden. Hierbei wird das Pepton zu Aminosäuren abgebaut, aus denen dann z. B. durch oxydative Desaminierung Ammoniak in je nach äußeren Umständen wechselnder Menge abgespalten wird. Eine solche Entfernung des Stickstoffes ist ja schon deshalb nötig, weil gewisse Baustoffe des Pilzes stickstofffreie Substanzen sind. Solche werden dann auch zu Atmungszwecken Verwendung finden. In welchem Umfang nun die verschiedenen Pilze sich des Peptons bzw. der Aminosäuren als Atmungsmaterial bedienen können, wird somit wesentlich davon abhängen, wieviel Ammoniak sie ertragen, bzw. durch regulatorische Produktion von organischen Säuren unschädlich machen können[73]).

Der Atmungsquotient belief sich bei Veratmung von Pepton durch Aspergillus niger auf 0,45 (KOSTYTSCHEW).

---

71) GERBER 1900 Congr. internat. de bot. Paris. Compt. rend. S. 55.

72) Auch die Untersuchung des Atmungsquotienten von Pilzkulturen führt zu entsprechenden Werten. Aspergillus, auf Fett gezüchtet, zeigt $CO_2 : O_2 = 0{,}3$; später, sobald der Pilz an die Veratmung von Kohlehydraten, die er aus Fett gebildet hat, geht, steigt der Wert auf bis 0,7. (FLIEG zit. in Anm. 9.) Eigenartig ist es, daß fettführende Algen (Fucus, Ascophyllum) den Quotienten 1 zeigen. Offenbar werden hier zunächst nicht Fette, sondern Kohlehydrate, etwa Fukose, veratmet. (HARDER 1915 Jahrb. wiss. Bot. **56** 254. Ueber Fukose s. CLARK 1922 Journ. biol. Chemie **54** 65.) Nährt man Pilze mit Wein-, Aepfel-, Zitronensäure, so ist der Quotient größer als 1, z. B. 1,5 falls Weinsäure veratmet wird. Bei Zufuhr von Chinasäure stellt er sich auf 1. KOSTYTSCHEW 1904 Jahrb. wiss. Bot. **40** 563.

73) BUTKEWITSCH 1902 Jahrb. wiss. Bot. **38** 147 u. zit. in Anm. 49 u. 53.

Auch bei höheren Pflanzen können Eiweiß oder andere N-haltige Stoffe veratmet werden. In Versuchen PALLADINS [74]) war die Atmung etiolierter eiweißreicher Blätter von Vicia Faba allerdings außerordentlich schwach und stieg bei Kultur auf Zuckerlösungen von geeigneter Konzentration beträchtlich, demnach scheint Eiweiß kein gutes Atemmaterial zu sein, und DÉLÉANO [75]) fand, daß abgeschnittene und dunkel gehaltene Weinblätter während etwa 100 Stunden im wesentlichen nur Kohlehydrate (Polysaccharide), aber keine löslichen oder koagulierbaren N-haltigen Stoffe veratmen; erst dann werden Proteine unter NH_3-Abspaltung angegriffen. Auch bei höheren Pflanzen werden wir die Veränderungen, die in dem der Eiweißhydrolyse entstammenden Gemisch von Aminosäuren eintreten, wenn die Pflanzen im Dunkeln gehalten werden, jedenfalls soweit sie auf Oxydationen beruhen, als Atmungsvorgänge bezeichnen [76]).

Wie dem auch sei, so viel ist sicher, daß die höhere Pflanze sich vom Tier dadurch tiefgehend unterscheidet, daß sie die Abbauprodukte der stickstoffhaltigen Substanz nicht ausscheidet, sondern wieder im aufbauenden Stoffwechsel verwertet; sie kann also die N-haltigen wie die N-freien Endprodukte des Stoffwechsels wieder als Nährstoffe verwerten (S. 292 f.). Da die Tiere diese Fähigkeit nicht haben, sind sie auf die Pflanzen angewiesen, die ihnen Kohlehydrate und Eiweiß liefern.

Atmung und Licht. Ob das Licht als solches einen Einfluß auf die Atmungsgröße hat, ist umstritten. Bei chlorophyllosen Pflanzen soll es bald hemmen, bald fördern, bald indifferent sein. Um die Frage bei grünen Zellen (Blättern) zu analysieren, unterscheidet MEYER zwischen „ergastogener“ und „plasmogener“ Beeinflussung der Atmung durch das Licht. Erstere ist auf eine Vermehrung der Assimilate und damit des Atmungsmateriales durch das Licht zurückzuführen; wir kommen auf diese Frage gleich noch zu sprechen. Bei der plasmogenen Wirkung würde kein Zusammenhang zwischen Vermehrung der Atmung und der Assimilate nachzuweisen, vielmehr ein direkter Einfluß des Lichtes auf das Protoplasma anzunehmen sein. Während nun MEYER und DÉLÉANO [77]) keine direkte plasmogene Wirkung oder Nachwirkung des Lichtes auf die Atmung fanden, gelang ihnen der Nachweis einer intermittierenden plasmogenen Nachwirkung des Lichtes: Im Dunkeln erwachsene Rübenblätter zeigen keine Tages- und Nachtschwankungen der Atmung. Setzt man aber eine in dauernder Dunkelheit erwachsene Pflanze einige Zeit dem Wechsel von Tag und Nacht aus, so prägt man ihr dadurch Tages- und Nachtschwankungen der Atmung auf, die sich zeigen, wenn man die Pflanze nunmehr weiter in konstanter Dunkelheit hält. Die Atmung ist dann zur Tageszeit stärker als nachts. „Diese intermittierende chronometrische Nachwirkung ist wohl als Wirkung eines durch die Assimilation hervorgerufenen Vorganges zu betrachten. Die Assimilation bewirkt eine plötzliche Erhöhung des Kohlehydratgehaltes, und dieser Vorgang muß eine Erhöhung der Atmungstätigkeit hervorrufen (s. später). Wir werden wohl nicht fehlgehen, wenn wir diese erhöhte Atmungstätigkeit wenigstens teilweise als die Ursache ansprechen, deren Nachwirkung in der intermittierenden chronometrischen CO_2-Produktion zutage tritt.“ — Die Erscheinung verdient weiter studiert zu werden. (Weiteres über periodische Schwankung der Atmungsgröße im Kap. 19.)

74) 1893 Rev. gén. bot. **5** 449 u. **6** 201. 1914 Biochem. Zeitschr. **60** 171.

75) 1912 Jahrb. wiss. Bot. **51** 541.

76) Von CZAPEK ist behauptet worden (1906 Jahrb. wiss. Bot. **43** 361), daß das Tyrosin in den Pflanzen sehr allgemein zu Homogentisinsäure oxydiert werde; die Beobachtungen von SCHULZE und CASTORO (1906 Zeitschr. f. physiol. Chemie **48** 396, **50** 508) zeigen indes, daß sich in CZAPEKs Objekten keine Homogentisinsäure findet. Ueber den oxydativen Abbau des Tyrosins vgl. die Bemerkungen S. 275 und FOLPMERS 1916 Biochem. Zeitschr. **79** 180.

77) MEYER u. DÉLÉANO 1911 Zeitschr. f. Bot. **3** 657, u. 1913 **5** 209. Hier auch Literatur über den Einfluß des Lichtes auf die Atmung. Siehe noch LÖWSCHIN 1908 Beih. Bot. Cbl. **23** I 54.

Auch die interessante Beobachtung KNIEPS, daß Fucus nach langer Verdunkelung auf Belichtung mit starker Steigerung der Atmung antwortet, sollte näher untersucht werden (vgl. auch HARDER Anm. 25).

Atmung und Temperatur[78]. Die Temperatur ist für die Atmung von fundamentaler Bedeutung: Zwischen 0° und 20—25° folgt die Atmung dem VAN 'T HOFFschen Gesetz (vgl. S. 213)[79], d. h. sie wird bei einer Temperaturerhöhung um 10° auf den 2—3-fachen Wert gesteigert. Bei höherer Temperatur, insbesondere oberhalb von 40°, hat aber die Atmungsintensität überhaupt keinen konstanten Wert mehr, sie sinkt bei Konstanz der Temperatur vielmehr andauernd (Fig. 45). Aehnlich wie wir das bei der Assimilation besprochen haben, hat man versucht, auch hier nachzuweisen, daß die tatsächlich beobachtete Kurve aus zwei gegeneinanderlaufenden Prozessen resultiert: einem steigernden und einem hemmenden[80]. Daß aber ersterer nicht dauernd nach dem VAN 'T HOFFschen Gesetz verläuft, scheint sicher zu sein. Von einem Optimum und Maximum der Temperatur kann somit, wenn nicht zugleich die Zeitdauer der Wirkung der betreffenden Temperatur angegeben wird, bei der Atmung nicht gesprochen werden[81].

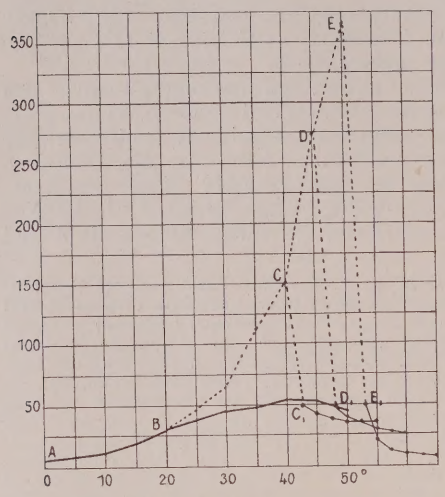


Fig. 45. Atmung in Abhängigkeit von der Temperatur nach KUYPER. *A, B, C_1, D_1* tatsächlicher Verlauf, *C, D, E* theoretischer Verlauf. Die kleinen Kurven, die von C_1, D_1, E_1 nach unten gehen, stellen den Abfall der Atmung bei andauernder Einwirkung einer Temperatur von 42, 48, 53° dar. (Vgl. Assimilationskurve S. 211.)

Das Minimum der Temperatur liegt bei bestimmten Pflanzen nicht unerheblich unter Null, bei Flechten[82] z. B. bei —10° C. In ökologischer Beziehung wichtig für solche Pflanzen, die lange Zeit in ungünstigen Temperatur- und Beleuchtungsbedingungen leben, ist es, daß mit sinkender Temperatur die Atmung schneller sinkt als die Assimilation, wie schon oben bei Besprechung des Kompensationspunktes gesagt wurde. Dieser Umstand ermöglicht es den Algen arktischer und

78) Nachtr. Anm. vgl. FERNANDES Anm. 10.

79) Nach NOACK (Anm. 11) beträgt Q_{10} bei thermophilen Pilzen nur 1,8.

80) BLACKMAN 1905 Ann. of Bot. 19 281. KUYPER 1916 Rec. trav. bot. néerl. 7. Nach KUYPER (höhere Pflanzen) und nach NOACK (thermophile Pilze) wirkt der Temperaturwechsel als solcher nicht auf die Atmungsintensität; vielmehr stellt sich, ohne daß ein Uebergangsreiz sich zeigt, gleich nach dem Wechsel die für die betreffende Temperatur charakteristische Atmungsintensität ein (s. Anm. 84).

81) Weitere Temperaturkurven der Atmung geben PLÄTZER (Anm. 65 S. 215) und HARDER (Anm. 25).

82) Nach JUMELLE 1892 Rev. gén. bot. 4 269.

antarktischer Meere unter ihren eigenartigen Standortsbedingungen mit Stoffgewinn zu arbeiten[83]). — Die Erscheinung, daß mit der Atmung eine Wärmeproduktion verbunden ist, wird uns im Kap. 19 noch beschäftigen[84]).

Von **stofflichen Einflüssen auf die Atmung** nennen wir zuerst das Wasser, das insofern, als es mit zu den allgemeinen Lebensbedingungen gehört, von Bedeutung ist. In völlig trockenen Pflanzenteilen erlischt die Atmung, und dementsprechend verharren Samen, Moose, Flechten etc., die eine Austrocknung überhaupt ertragen können, während derselben ohne nachweislichen Stoffwechsel; kleine Mengen von Wasser lassen aber sofort die CO_2-Bildung beginnen[85]). Jauerka[86]) findet, daß Weizenkörner eben merklich CO_2 bilden, wenn ihr Wassergehalt 11,3 Proz. des Trockengewichts beträgt. Aber erst bei noch höherem Wassergehalt findet lebhafte Atmung statt, die dann, von der Temperatur abhängig, dem van 't Hoffschen Gesetz bis 20° folgt. Eiweißreiche Samen atmen schon bei geringerem Wassergehalt lebhafter als solche mit wenig N-haltigen Reservestoffen. — Weiter sind dann die Stoffe von Bedeutung, die veratmet werden, und wenn sie in ungenügender Menge vorhanden sind, stockt die Atmung, z. B. bei längerem Aufenthalt der Pflanzen im Dunkeln, oder sinkt stark ab; so fand Kniep[24]), daß die an sich schwache Atmung von Fucus nach 5-monatiger Verdunkelung auf $^1/_5$ ihres Wertes herabgesunken war.

Bei Pilzen[87]) wie Aspergillus, die keine Reserven aufzustapeln pflegen, macht sich die Entziehung der Nährlösung sofort in einer Depression der Atmung bemerkbar; solange aber der Organismus am Leben bleibt, hört die Atmung nicht ganz auf, und wenn nach vorübergehendem Hungerzustand von neuem Nährstoffe der Pflanze zufließen, so nimmt sie wieder an Intensität zu. Die Beeinflussung der Atmungsgröße durch die Quantität des Atmungsmaterials ist bekannt, seit Borodin (1876 u. 1881) zeigte, daß die Atmung grüner Teile nach Beleuchtung in CO_2-haltiger Luft anschwillt, nicht aber nach Beleuchtung bei CO_2-Entzug, und in der Literatur finden sich viele weitere Belege dafür[88]). Solche „ergastogene" Atmungsbeeinflussung durch das Licht wurde durch Meyer exakt bewiesen: Wenn einjährige Rübenblätter schwächer atmen als zweijährige, so dürfte das auf geringerem Gehalt an Atmungsmaterial beruhen[89]). Auf dessen Verminderung dürfte des weiteren auch die von Plätzer[90]) beobachtete Tatsache beruhen, daß bei vielen Algen nachts oder bei Verdunkelung am Tage die Atmung sinkt. Wenn aber im Gegensatz dazu bei Spirogyra nachts die Atmung ansteigt, so hängt das offenbar damit zusammen, daß hier nur nachts die Kern- und Zellteilung statthat, was klar zeigt, daß die Atmungsintensität schlechterdings nicht allein von der Menge des Atmungsmaterials abhängt, sondern mit der jeweiligen Intensität der Lebensprozesse parallel geht.

Der Einfluß des Atmungsmaterials auf die Atmungsgröße bringt es mit sich, daß die spezifische Atmungsintensität der Blätter oder anderer Organe zweier

83) Kniep Anm. 24 und Harder Anm. 25.

84) Eine eigenartige explosionsartige Erhöhung der Atmung ruhender Teile bei plötzlicher Temperaturerhöhung beschreibt Iraklinow (1912 Jahrb. wiss. Bot. **51** 579). Vielleicht werden dabei Reaktionswiderstände, die das Protoplasma normalerweise dem blinden Walten der Enzyme entgegengesetzt vorübergehend beseitigt, so daß diese „losgelassen" werden.

85) Kolkwitz 1901 Ber. Bot. Ges. **19** 285 (Blätter für Gerstenbau etc. 1901). Wahrscheinlich ist die von Lewin (1905 Ber. Bot. Ges. **23** 100) beobachtete Atmungsverminderung an unter Druck befindlichen Samen nur die Folge eines geringeren Wassergehaltes. (Nachtr. Anm.: Iljin 1923 Flora **116** 360.)

86) 1912 Cohns Beitr. **11** 193. Hier auch genaue Angaben über den Verlauf der Kurve bei höheren Temperaturen.

87) Kosinski 1901 Jahrb. wiss. Bot. **37** 137.

88) Harder zit. Anm. 25. Warburg zit. Anm. 64 S. 214.

89) Meyer u. Déléano zit. Anm. 12.

90) Zit. Anm. 65 S. 215.

verschiedener Spezies streng genommen nur dann verglichen werden darf, wenn beide denjenigen Kohlehydratgehalt besitzen, der maximale Atmung ermöglicht, eine Forderung, die aber beim jetzigen Stand der Kenntnisse fast nie erfüllbar ist. Mit Berücksichtigung dieser Tatsache fand MEYER[12]), daß sich die auf gleiches Frischgewicht bezogene Atmungsgröße der Brombeer- zu der von Weinblättern bei 26° verhält wie 3 : 4.

Allgemein bemerkt man eine Steigerung der Atmung, wenn die Pflanze Schädigungen ausgesetzt ist. So wirken z. B. kleine Dosen verschiedener Gifte (Formaldehyd, Alkaloide, wie Solanin, die Salze gewisser Metalle), deren wachstumsfördernde Eigenschaften vielleicht mit dieser Atmungssteigerung in Verbindung gebracht werden können. Die gleichen Erfolge haben Anaesthetika und Antipyretika[91]), worauf oben schon aufmerksam gemacht wurde; ebenso wirkt Kohlensäure, wenn sie in nicht allzu großer Menge sich anhäuft[92]); denselben Effekt haben schließlich als Nachwirkung hohe Temperatur, hoher Luftdruck, Verletzungen[93]). Daß Stoffe, die in kleiner Menge stimulierend wirken, in größerer hemmen, versteht sich von selbst. Für die Blausäure ist nie eine stimulierende, nur eine hemmende Wirkung auf die Atmung beobachtet worden[94]).

Einfluß des Sauerstoffes. Es ist bemerkenswert, daß die Atmung in weiten Grenzen vom Gehalt der Luft an Sauerstoff unabhängig ist; die Partiärpressung des Sauerstoffes kann gegenüber der normalen beträchtlich vermindert oder vermehrt werden, ohne daß die Atmung sofort beeinflußt wird. Dabei ist die Gegenwart oder Abwesenheit indifferenter Gase, wie des Stickstoffes, anscheinend ohne Bedeutung, die Atmung vollzieht sich in reinem Sauerstoff nicht anders als in gewöhnlicher Luft, die auf $^1/_5$ ihres Volums komprimiert ist; in beiden Fällen ist ja der Partiärdruck des Sauerstoffes der gleiche (1 Atm.). Erst wenn er auf 2—3 Atmosphären gesteigert wird, macht sich eine vorübergehende Zunahme der Atmung bemerkbar, welcher bald ein auf das beginnende Absterben hinweisender Abfall folgt[95]), Der bei höherer Sauerstoffspannung stets eintretende Tod ist aber bestimmt nicht durch die Atmungssteigerung veranlaßt, denn man kann eine solche durch andere Mittel, z. B. höhere Temperatur, in viel stärkerem Maße herbeiführen, ohne daß eine Schädigung eintritt. Worin nun die tödliche Wirkung des vermehrten Sauerstoffzutrittes begründet ist, wissen wir nicht; nur so viel ist bekannt, daß in dieser Beziehung die einzelnen Pflanzentypen sich sehr verschieden verhalten, denn von den Pflanzen, die uns jetzt allein beschäftigen, führen alle Uebergänge bis zu solchen Organismen, die schon durch Sauerstoffpressionen geschädigt werden, die weit unter den in der gewöhnlichen Luft vorhandenen liegen (Kap. 16).

91) JAKOBI 1899 Flora **86** 289. ZALENSKI 1902 Bot. Cbl. **95** 251.

92) Ein Gehalt der Luft von 10 Proz. CO_2 hemmt nach WILLSTÄTTER und STOLL die Atmung der Erdbeerblätter noch nicht.

93) RICHARDS 1896 Ann. Bot. **10** 531. SMIRNOFF 1903 Rev. gén. bot. **15** 26. KRASSNOSSELSKY 1905 Ber. Bot. Ges. **23** 142. FRIEDRICH 1908 Cbl. Bakt. II **21**. PLÄTZER Anm. 65 S. 125. (Zerfall von Algenfäden in die einzelnen Zellen steigert die Atmung.)

94) SCHROEDER 1907 Jahrb. wiss. Bot. **44** 409.

95) JOHANNSEN 1885 Untersuchungen **1** 686. Tübingen. FLIEG (Anm. 9) findet die Erhöhung der Atmungsintensität durch gesteigerten O_2-Druck bei Züchtung des Aspergillus auf Fett stärker als bei Zufuhr von Zucker. Die Schädigung tritt auf Zucker schneller ein. Der Atmungsquotient bleibt unverändert. Nach GODLEWSKI (1882 Jahrb. wiss. Bot. **13** 491) werden Fettsamen durch hohe O_2-Drucke weniger geschädigt als Stärkesamen.

Intramolekulare Atmung[96]. Auch von einer Verminderung der Sauerstoffspannung wird die Atmung zunächst nicht beeinflußt. Stich[97]) konnte erst bei einem Sauerstoffgehalt der Luft von 2 Proz. oder noch weniger eine Abnahme der Kohlensäureausgabe konstatieren. Solche Versuche sind indes nicht einfach, weil schon lange bekannt ist, daß auch nach vollständiger Entziehung des Sauerstoffes eine Zeitlang eine Fortdauer der Kohlensäureausgabe erfolgt. Dieselbe steht bei einigen Pflanzen (Vicia faba, Ricinus) an Intensität der bei Sauerstoffzutritt beobachteten nicht nach; in der Mehrzahl der Fälle erreicht sie aber nur $^1/_3$—$^2/_3$ dieses Wertes und variiert auch bei der einzelnen Pflanze je nach ihrem Entwicklungszustand. Die bei dieser Atmung ohne Sauerstoff produzierte Kohlensäure stammt aus demselben Material, das bei der normalen Atmung verbrannt wird, doch kann sie nicht einer Verbrennung ihren Ursprung verdanken, sondern muß durch Zerspaltung organischer Substanz entstehen, bei der neben den vollkommen oxydierten auch reduzierte Körper auftreten. Es wandern also bei dieser sog. „intramolekularen" Atmung (Pflüger) Sauerstoffatome innerhalb des Moleküls des Atmungsmaterials. Wenn z. B. Glukose zerfällt und aller in ihr enthaltener Sauerstoff zur Bildung von Kohlensäure verwendet würde, so bliebe ein aus C und H bestehender vollkommen reduzierter Körper neben CO_2 übrig; wenn nicht aller Sauerstoff in der Weise aufgebraucht wird, so muß sich doch immer ein im Verhältnis zur Glukose sauerstoffarmer Körper bilden, und als solchen müssen wir den Alkohol betrachten, der tatsächlich bei intramolekularer Atmung aufzutreten pflegt und oft in beträchtlicher Menge sich ansammelt[98]). Man kann schon dadurch, daß man Samen unter Wasser einquellen läßt, den zum Eintreten der intramolekularen Atmung nötigen Sauerstoffmangel erzeugen. Dementsprechend kann man beim Zerreiben von großen Samen (Vicia faba), die zwei Tage unter Wasser waren, den Alkohol schon durch den Geruch wahrnehmen. Nach Dude[99]) bleiben aber alle für gewöhnlich unter Luftzutritt lebenden Pflanzen unter den Bedingungen der intramolekularen Atmung nicht lange normal. Deshalb sind die großen Mengen Alkohol, die Lechartier und Brefeld[100]) bei monatelangem Sauerstoffentzug in Früchten und Samen fanden, zweifellos nicht durch intramolekulare Atmung dieser Objekte entstanden, sondern rühren von Prozessen niederer Organismen her, die sich auf ihnen angesiedelt haben (vgl. Kap. 16). Auch Palladin[101]) findet, daß die Kohlensäureabgabe im sauerstofffreien Raum bei grünen Pflanzen rasch abnimmt, wenn Mikroben aus-

96) Nachtr. Anm. s. auch Fernandes zit. Anm. 10.

97) Stich 1891 Flora **74** 1. Für Thermophile gilt gleiches s. Noack Anm. 11.

98) Lechartier u. Bellamy 1874 Compt. rend. **79** 1005. Mazé 1900 Ann. Inst. Pasteur **14** 350. Daß dieser Prozeß chemisch der durch Hefepilze bewirkten alkoholischen Zuckervergärung gleicht, ist daraus ersichtlich, daß vielfach hier wie dort dieselben Zwischenprodukte (Brenztraubensäure, Acetaldehyd) und auch dieselben Enzymgemische (Zymase, Karboxylase, Näheres im Kap. 16) nachweisbar sind. Kostytschew 1913 Zeitschr. f. physiol. Chemie **83** 105. (Acetaldehyd tritt auf bei der intramolekularen Atmung von Pappelblüten.) Zaleski u. Marx 1912 Biochem. Zeitschr. **47** 184, u. 1913 **48** 175. (Zerriebene Erbsensamen produzieren CO_2 und Acetaldehyd auf Kosten von brenztraubensaurem Na. Karboxylase ist in Erbsen, Lupinen, Wickensamen, Weizen- und Maiskörnern nachweisbar.)

99) Dude 1903 Flora **92** 205.

100) Brefeld 1876 Landw. Jahrb. **5** 327.

101) Palladin 1904 Cbl. Bakt. II **11** 146.

geschlossen sind. Immerhin ist gerade bei Birnen und Aepfeln auch bei Ausschluß von Bakterien eine erhebliche Bildung von CO_2 und Alkohol zu beobachten[102]).

Außer Alkohol und Kohlensäure sind noch höhere Alkohole, Säuren, aromatische Verbindungen, Wasserstoff als Produkte der intramolekularen Atmung nachgewiesen. Wieweit sie regelmäßig auftreten, wissen wir nicht. Selbstverständlich werden die Produkte auch nach dem veratmeten Material wechseln. Verschiedene Materialien eignen sich übrigens für die intramolekulare Atmung schlecht. In dieser Hinsicht galt früher die Erfahrung Diakonows[103]), daß überhaupt nur bei Gegenwart von Kohlehydraten eine intramolekulare Atmung möglich sei. Zweifellos verläuft sie unter diesen Umständen am intensivsten, doch hat Kostytschew[104]) gezeigt, daß sie (bei Pilzen) auch bei ausschließlicher Gegenwart von Chinasäure, Wein-, Milchsäure, Glyzerin, Mannit und Pepton möglich ist.

Alle diese Stoffe, mit Ausnahme des Peptons, sollen nach Kostytschew bei O_2-Mangel erst in Zucker überführt werden, ehe sie der intramolekularen Atmung verfallen, und bei sauerstoffloser Verarbeitung von allen, mit Ausnahme des Peptons, tritt Alkohol im Stoffwechsel auf. Die Verarbeitung von Eiweiß scheint also hier ein Prozeß zu sein, der sich prinzipiell von der intramolekularen Veratmung der anderen genannten Stoffe unterscheidet. Godlewski[105]) hat gefunden, daß bei Sauerstoffabschluß die Eiweißzerspaltung in Keimlingen etwas anders verläuft als bei Gegenwart von Sauerstoff. Die starke Ansammlung von Asparagin etc., die wir ja schon als eine sekundäre Veränderung der hydrolytischen Spaltungsprodukte bezeichnet haben, bleibt aus. Ebenso fehlt Arginin völlig. Es tritt ein rein enzymatischer Eiweißabbau ein, der noch weitergeht, nachdem die CO_2-Bildung, also die eigentliche intramolekulare Atmung, längst erloschen ist. Auch in anderen Fällen treten bei Sauerstoffausschluß, in Abwesenheit von Kohlehydraten, andere Produkte auf als CO_2 und Alkohol, z. B. Azeton. Alkohol fehlt bei Agaricus campestris vollkommen[106]).

Atmung als Reaktion an Oberflächen. Wir kehren von der intramolekularen nochmals zur normalen Atmung zurück, um die Frage, welche als Grundfrage der ganzen Atmungslehre betrachtet werden darf, zu behandeln: Wie es kommt, daß die Verbrennung des Atmungsmaterials, die doch außerhalb der Zelle bei gewöhnlicher Temperatur unter der Einwirkung von molekularem O_2 fast unendlich langsam verläuft[107]), im Innern der Zelle katalytisch beschleunigt wird. Wie werden von der lebenden Substanz die Reaktionswiderstände überwunden, die sich diesem Vorgang entgegenstellen? Daß hierfür die Beihilfe von Enzymen beansprucht wird, ist oben schon gesagt worden (S. 329) und wird im folgenden Kapitel noch zu behandeln sein. Daß aber auch die Struktur der lebenden Substanz

102) Matruchot u. Molliard 1903 Rev. gén. bot. **15**.
103) Diakonow 1886 Ber. Bot. Ges. **4** 2.
104) Kostytschew 1904 Jahrb. wiss. Bot. **40** 563, u. 1920 Zeitschr. f. physiol. Chemie **111** 236. (Jede Säuerung der Nährlösung, die bei O_2-Zutritt gut vertragen wird, ist bei Züchtung des Aspergillus niger ohne O_2 zu vermeiden.)
105) Godlewski 1904 Bull. acad. Crac. S. 115; 1911 Bull. acad. Crac. S. 623.
106) Kostytschew 1910 Zeitschr. f. physiol. Chemie **65** 350, u. 1913 Ber. Bot. Ges. **31** 125. Ueber das Verhalten des mit Fett ernährten Aspergillus bei O_2-Entzug s. Flieg Anm. 9.
107) Herzfeld u. Klinger 1919 Biochem. Zeitschr. **93** 324.

dabei eine wesentliche Rolle spielt, lehrt WARBURG[108]) auf Grund der folgenden Erfahrungen: Oxalsäure[109]) verbrennt, falls an der Oberfläche von Blutkohle adsorbiert, mit meßbarer Geschwindigkeit zu CO_2 und H_2O; das gleiche gilt von Aminosäuren — Leucin, Cystin — die, obwohl in Lösung stabil, doch nach Adsorption an Blutkohle zu CO_2, NH_3, H_2O und eventuell H_2SO_4 verbrennen, d. h. zu denselben Endprodukten, wie in der lebenden Zelle; es ist besonders zu beachten, daß hier wie dort der Stickstoff nicht frei, sondern als NH_3 erscheint. Was in dem Modell die Kohlenoberfläche, sollen nun in der Zelle Oberflächen von Plasmateilchen leisten, an welche die Moleküle des Atmungsmaterials adsorbiert und so in einen Zustand gebracht werden, daß der gleichfalls als adsorbiert zu denkende und so „aktivierte" Sauerstoff mit ihnen reagiert. Daß wirklich das Atmungsmaterial, um meßbar schnell verbraucht zu werden, adsorbiert werden muß, lehrt die Erfahrung, daß Narkotika die Atmung um so mehr hemmen, je stärker sie selbst adsorbiert werden, dadurch das Atmungsmaterial von den Oberflächen verdrängen und so vor dem Sauerstoff schützen. Anders die Blausäure, die schon in viel geringerer Konzentration als ihrer Adsorbierbarkeit entspricht, die physiologische Verbrennung hemmt. Da nun sowohl die Blutkohle als auch die lebende Substanz nach der herrschenden Anschauung eisenhaltige Oberflächen haben, schließt WARBURG, daß es sich bei der physiologischen Oxydation um eine „Eisenkatalyse an Oberflächen" handelt: Diese sollen aus miteinander abwechselnden, eisenhaltigen und eisenfreien Arealen bestehen. Die Gesamtoberfläche soll die Atmungsmaterialien (und auch die Narkotika) adsorbieren, die Verbrennung aber soll nur an den eisenhaltigen Stellen, d. h. nur an einem Bruchteil der Gesamtoberfläche erfolgen, und auch nur an diesen soll HCN adsorbiert werden und das Fe in eine Form überführen, in der es nicht mehr als Sauerstoffüberträger wirkt[110]).

Auf den geistreichen Versuch NATHANSOHNS[111]), die physiologischen Oxydationsvorgänge elektrochemisch zu charakterisieren, kann nur im Flug eingegangen werden: Die lebende Substanz ist infolge gesetzmäßiger Verteilung elektrischer Membranpotentiale von elektrischen Strömen durchflossen, die auf dem Weg stenolytischer Reaktion die Zersetzung des Wassers in Sauerstoff und Wasserstoff zur Folge haben. Bei der geringen Spannung im Protoplasma (höchstens 0,1 Volt) können

108) 1923 Wirkung der Struktur auf chemische Vorgänge. Jena. 1921 Biochem. Zeitschr. **113** 257, u. **119** 134. 1914 Zeitschr. f. physiol. Chemie **92** 231. 1921 Festschr. Kais. Wilh.-Ges. 1922 Zeitschr. f. Elektrochemie **28** 70. Vgl. auch BATTELLI u. STERN 1914 Biochem. Zeitschr. **67** 443. NATHANSOHN Anm. 111. MEYERHOF 1923 Biochem. Zeitschr. **135** 558. ELLINGER 1922 Zeitschr. f. physiol. Chemie **119** 11.

109) FREUNDLICH u. MASIUS zit. bei WARBURG 1921. Siehe auch Anm. 63.

110) Vgl. zu diesen Anschauungen auch WILLSTÄTTER u. STOLL 1917 Ann. d. Chemie **416** 21; WIELAND (1922 Ergebn. d. Physiol. **20** 502) rechnet nicht mit Aktivierung des O_2, sondern des H_2 des Atmungsmaterials; WARBURG (1923 Biochem. Zeitschr. **136** 266) bestreitet die Berechtigung dieser Antithese; sowohl Atmungsmaterial als auch Sauerstoff seien durch Adsorption an Oberflächen aktiviert. Zu vergleichen ist auch noch: WARBURG 1923 Naturwissensch. **11** 862. (Am wirksamsten ist Kohle aus reinem Hämin, welche C, N und Fe enthält; verwendet man Fe-freie Kohle, etwa reine Zuckerkohle, so kann man auch an ihrer Oberfläche Oxydationen erzielen, doch ist dann der Vorgang ein anderer, weil der C der Zuckerkohle in autoxydabler Form vorliegt.)

111) NATHANSOHN 1919 Kolloidchem. Beih. **11** 261. 1922 Zeitschr. f. Elektrochemie **28** 129. (Die obige Darstellung in Anlehnung an diese Veröffentlichung.)

nur niedere Konzentrationen von Sauer- und Wasserstoff entstehen, und die Zersetzung müßte bald sistiert werden, wenn nicht Bedingungen für dauernde Entfernung der Produkte der Elektrolyse gegeben wären, und somit durch Depolarisation die Zersetzung dauernd im Gang erhalten würde. Die kathodische Depolarisation soll nun durch irgendwelche Wasserstoffakzeptoren (s. Kap. 16) erfolgen, die den Wasserstoff oxydieren und so wegschaffen. Gegebenenfalls käme hierfür als Akzeptor auch molekularer Sauerstoff in Frage, der mit Wasserstoff Hydroperoxyd bilden würde, das dann der katalytischen Zersetzung in Sauerstoff und Wasser verfiele. — Die anodische Depolarisation erfolgt derart, daß der Sauerstoff in statu nascendi organische Stoffe oxydiert. Hiermit wäre die physiologische Oxydation elektrochemisch erklärt. Diese Oxydation könnte fermentativ in irgendeiner Weise unterstützt und in die für den Organismus charakteristischen Bahnen gelenkt werden

Fichter[112]) hat das Bedenken geäußert, daß wegen der geringen Spannung im Protoplasma das Gleichgewichtspotential der elektrolytischen Sauerstoffentwicklung vielleicht nicht erreicht würde und Oxydationen nicht zustande kommen könnten. Die Fähigkeit zur Erzeugung elektromotorischer Kräfte dem Protoplasma zuzuschreiben, genüge an sich noch nicht, es müßten noch Hilfsannahmen zur Steigerung des Anodenpotentials gemacht werden. Nathansohn aber meint, daß die Annahme sehr sauerstoffempfindlicher Depolarisatoren genüge. Auch macht er darauf aufmerksam — und hier berührt er sich mit Warburg (S. 345) — daß ein ganz wesentlicher Punkt die mächtige Oberflächenentwicklung der atmenden Substanz sei: Wenn auch auf das Gewicht des Protoplasmas bezogen, die Reaktionsgeschwindigkeit bei physiologischen Verbrennungen eine erhebliche sei, so brauche sie an den einzelnen Plasmateilchen doch nur recht träge zu sein, um einen ansehnlichen Gesamteffekt zu erzielen.

Bedeutung der Atmung. Die Atmung ist ein Prozeß von weitgehendster Verbreitung bei den Organismen, sie ist auch ein Vorgang, der absolut notwendig ist, denn mit ihrer Sistierung, also im allgemeinen schon mit Entziehung des Sauerstoffes, pflegen wichtige Funktionen des Organismus zu erlöschen: das Wachstum und die Erscheinungen der Bewegung, sowohl der Transport von Nährstoffen von Zelle zu Zelle, wie die Bewegung des Protoplasmas und die Bewegungen ganzer Organe. Man kann also den Sauerstoff auch als einen unentbehrlichen Nährstoff der Pflanze bezeichnen, und damit konstatieren wir zum ersten Male die Verwendung eines Elementes, während die bisher besprochenen Nährstoffe Verbindungen waren. Von einem vollen Verständnis der Bedeutung der Atmung für die Erhaltung der Lebenserscheinungen sind wir noch weit entfernt, doch können wir wenigstens einen ungefähren Begriff von ihr gewinnen, wenn wir die energetischen Verhältnisse beachten. Denn zweifellos handelt es sich bei ihr wie bei den jetzt noch zu besprechenden Stoffmetamorphosen nicht um den Gewinn von bestimmten chemischen Verbindungen, sondern um **Gewinn von Energie**[113]). Beim Verbrennen von Holz oder Kohle wird Energie frei, die imstande ist, Arbeit zu leisten, wie jede Dampfmaschine demonstriert. Es muß also die ursprünglich in dem Material

112) Fichter 1921 Zeitschr. f. Elektrochemie **27** 487.

113) Warburg (Zeitschr. f. physik. Chemie **102** 239) definiert folgendermaßen: „Die lebende Zelle ist ein instabiles, mit merklicher Geschwindigkeit einem Gleichgewichtszustand zustrebendes System, das nur unter Aufwand von Arbeit erhalten werden kann. Das energetische Aequivalent dieser Arbeit ist die in der Atmung verbrauchte chemische Energie."

vorhandene potentielle Energie in die kinetische Form übergeführt werden. Ebenso muß bei der physiologischen Verbrennung von Stärke oder Zucker kinetische Energie gewonnen werden, die für die mannigfachen Leistungen des Organismus unentbehrlich ist. Auch beim Zerfall organischer Substanz bei der intramolekularen Atmung muß ohne Eingreifen des Sauerstoffes Energie frei werden, so gut wie bei der Explosion gewisser chemischer Verbindungen, die nur in einer Umlagerung von Atomen ohne Aufnahme eines anderen Stoffes besteht. Für die höhere Pflanze genügt indes im allgemeinen die Energie, die der intramolekularen Atmung entspringt, nicht zur Fortführung aller Lebensprozesse. Wegen bestimmter Funktionen verweisen wir auf Bd. 2 und bemerken hier nur noch, daß bei dauerndem Sauerstoffentzug das Leben selbst gefährdet ist. Aspergillus blieb in Versuchen Dudes [99]) nur 4 Stunden am Leben, als ihm Zucker geboten war, und er starb schon nach 1 Stunde bzw. nach 40 Minuten, als ihm Glyzerin bzw. Weinsäure zu Gebote stand also Stoffe, die jedenfalls weniger geeignet sind, eine intramolekulare Atmung zu unterhalten. Daraus könnte man schließen, daß die intramolekulare Atmung wenigstens den Tod verhindert, wenn sie auch für die meisten Lebensfunktionen nicht ausreicht. Nach zahlreichen Angaben tritt aber nach Aufhören der intramolekularen Atmung der Tod nicht sofort ein. Keimpflanzen bleiben ohne Sauerstoff 3—5 Tage, Samen bis zu 15 Tage am Leben. Auch Pflanzen, an denen durch Blausäure die Atmung völlig unterdrückt ist, sterben nicht sofort. Im nächsten Kapitel aber werden wir Pflanzen kennen lernen, die ungleich besser an ein Leben ohne Sauerstoff angepaßt sind. — Eine Vorstellung von der bei der Atmung möglicherweise frei werdenden Energie liefert uns die Verbrennungswärme des Ausgangsmaterials; wird dieses zu den Endprodukten der Verbrennung, CO_2 und H_2O, oxydiert, entstehen also Körper ohne Verbrennungswärme, so ist der ganze Energieinhalt bei der Atmung in Freiheit gesetzt, wenn aber organische Säuren oder Alkohol bei der Atmung entstehen, dann kommt für die Arbeitsleistung in der Pflanze nur die Differenz zwischen der Verbrennungswärme des Ausgangsmaterials und der Summe der Verbrennungswärmen der Endprodukte in Betracht. In Formeln ausgedrückt, stellt sich der Energiegewinn bei Atmung und alkoholischer Gärung, wie folgt, dar:

$$C_6H_{12}O_6 + 6\ H_2O = 6\ H_2O + 6\ CO_2 + 674\ \text{Kal.}$$
$$C_6H_{12}O_6 = 2\ C_2H_6O + 2\ CO_2 + 25\ \text{Kal.}$$

Wir können nicht schließen, ohne mit einigen Worten auf die Geschichte des Gegenstandes hingewiesen zu haben. Der Umstand, daß in grünen Pflanzenteilen bei Beleuchtung die Atmung durch die Assimilation verdeckt wird, machte die Feststellung des allgemeinen Vorkommens der Atmung schwierig. Doch hatten anscheinend schon Ingenhousz [114]) und noch mehr Saussure eine klare Vorstellung davon, daß die Atmung in den beleuchteten chlorophyllhaltigen Teilen fortdauert, und eine dem heutigen Standpunkt des Wissens entsprechende Formulierung hätte nicht erst durch Sachs [115]) erfolgen können, wenn Liebig [116]) nicht die Atmung der Pflanzen direkt geleugnet hätte.

114) Vgl. Wiesner 1905 Jan Ingenhousz. Wien.
115) Sachs 1865 Experimentalphysiologie. Leipzig.
116) Vgl. auch Schroeder zit. S. 189 Anm. 82.

Das Verdienst von Sachs lag, nachdem namentlich schon Garreau [117]) die Atmung grüner Pflanzenteile wahrscheinlich gemacht hatte, wesentlich darin, den jetzt üblichen Sprachgebrauch geschaffen zu haben; hatte man bisher von einer „täglichen und nächtlichen Atmung" gesprochen und damit viele Mißverständnisse verursacht, so führte Sachs die Namen „Assimilation" und „Atmung" ein.

---

16. Kapitel.

Die Gärungserscheinungen. — Atmungsenzyme.

Wir haben den zum Unterhalt des Lebens notwendigen Stoffwechsel, sofern er in einer vollkommenen Verbrennung organischer Substanz und Produktion von Kohlensäure und Wasser besteht, als Atmung bezeichnet. Wir wenden uns nun der Gärung zu, unter der wir ebenfalls einen Betriebsstoffwechsel verstehen, bei dem aber entweder eine unvollständige Oxydation, oder überhaupt keine Oxydation, sondern eine andersartige Spaltung stattfindet. Atmung und Gärung gemeinsam ist das Auftreten von Endprodukten, die zusammen eine geringere Verbrennungswärme, also einen geringeren Energieinhalt besitzen, als ihn das Ausgangsmaterial hatte (Hoppe-Seyler), demnach muß bei der Entstehung dieser Endprodukte Energie frei werden, die dem Organismus zugute kommt, und ihm den Lebensbetrieb ermöglicht. Atmung und Gärung [1]) sind nicht etwa zwei prinzipiell verschiedene Vorgänge, denn wenn wir z. B. bei Pilzen als Produkte unvollkommener Verbrennung eine Anzahl von organischen Säuren, wie Oxalsäure, Aepfelsäure etc. auftreten sahen, so könnten wir diesen Vorgang als Gärung bezeichnen und speziell nach den auftretenden Hauptprodukten von Oxalsäuregärung, Aepfelsäuregärung etc. reden. Auch bei den Sukkulenten (vgl. S. 336) könnte man von einer Säuregärung sprechen. Jetzt betrachten wir im Gegensatz zu diesen Oxydationsgärungen als Typus der Spaltungsgärungen die sog. **Alkoholgärung.** Man denkt, wenn man von Alkoholgärung spricht, zunächst an ganz bestimmte Organismen, nämlich an Hefepilze, weil die Gewinnung des Alkohols in der Praxis der Wein-, Bier- und Branntweinbereitung fast durchweg mit Hefe erzielt wird. Allein es liegt kein Grund vor, die Gärung der Hefepilze von der Alkoholbildung bei der intramolekularen Atmung zu trennen, seitdem Godlewski [2]) gezeigt hat, daß bei diesem Prozeß Alkohol und Kohlensäure in denselben Proportionen auftreten, wie bei der Gärung der Hefe, und daß sich diese Stoffe auch in Phanerogamenkeimlingen aus von außen zugeführtem Zucker bilden können (s. auch S. 343 Anm. 98).

---

117) Garreau 1851 Ann. sc. nat. (3) **15** 1.

1) Euler u. Lindner 1915 Chemie der Hefe. Leipzig. — Rubner (1913 Arch. f. Phys. Suppl.-Bd.) sagt: „oxydative Spaltung ist nur der Optimalfall für die Auslösung der Energie organischer Stoffe".

2) Godlewski u. Polzeniusz 1901 Bull. acad. Crac. 227.

Die Hefen gehören hauptsächlich der arten- und sippenreichen Gattung Saccharomyces (Fig. 46) an, sind also durch Sprossung wachsende, einfache Ascomyceten. Unter bestimmten Kulturbedingungen verraten sie von ihrem Vermögen, Alkohol zu bilden, nichts und veratmen die organische Substanz zu Kohlensäure und Wasser. So auf einer Nährlösung, in der Pepton gleichzeitig als C- und N-Quelle dient, oder auf Lösungen, die, neben einer passenden N-Quelle, zur Deckung des C-Bedarfes etwa Chinasäure enthalten. Unter diesen Umständen stirbt denn auch die Hefe rasch ab, wenn ihr der Sauerstoff entzogen wird. Ersetzen wir aber die Chinasäure durch Glukose, so tritt nun unter allen Umständen, d. h. mit oder ohne Sauerstoff, Alkoholbildung ein. Es hängt also das Eintreten der Gärung offenbar in erster Linie vom Vorhandensein eines geeigneten Gärstoffes ab, und wir wollen zunächst untersuchen, welche Stoffe gärfähig sind, welche nicht. Die Hefen können nur aus Kohlehydraten Alkohol bilden, und es kommt ihnen dabei ein außerordentlich feines Unterscheidungsvermögen zwischen nahe verwandten Substanzen zu. Die Nachweise für die Hefen verdanken wir hauptsächlich E. Ch. Hansen

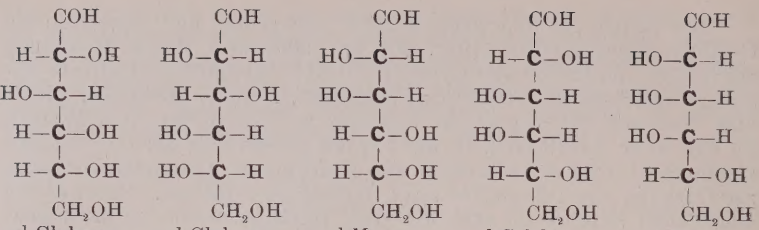
Fig. 46. Sproßpilze. *a* Saccharomyces cerevisiae I. *b* Saccharomyces Pasteurianus III. *c* Saccharomyces ellipsoideus I. *d* Saccharomyces ellipsoideus II. Aus Fischer, Vorlesungen über Bakterien, 2. Aufl.

und E. Fischer[3]), durch deren Untersuchungen zugleich festgestellt worden ist, daß die Ansprüche der einzelnen Spezies und Sippen ungleiche sind.

Vergärbare Kohlehydrate sind durch den Besitz von 3 Kohlenstoffatomen oder einem Multiplum davon ausgezeichnet, und zwar sind Triosen, Hexosen, Nonosen direkt vergärbar, während die komplizierteren Di-, Tri- und Polysaccharide erst der hydrolytischen Spaltung, also der Ueberführung in Hexosen, bedürfen, ehe sie vergoren werden können. In der Natur kommen nur die Hexosen und die höheren Zucker, die in Hexosen gespalten werden können, als vergärbare Substanzen in Betracht. Unter ihnen werden die Aldo- und die Ketohexosen unterschieden, von denen die ersteren vier, die letzteren drei asymmetrische Kohlenstoffatome aufweisen. Die Struktur[4]) der Aldohexosen wird durch die folgenden Formeln dargestellt:

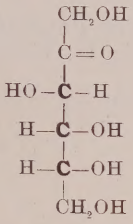
3) E. Ch Hansen 1888 Rech. sur la physiologie et la morphologie des ferments alcooliques, VII. Action des ferments alcooliques sur les diverses espèces de sucre (Meddel. f. Carlsberg Laborat. **2** Heft 5). E. Fischer 1898 Zeitschr. f. physiol. Chemie **26** 60–87.

4) Die Hexosen sind hier in der üblichen Weise als Oxyaldehyde formuliert. Zieht man die cyklische Halbacetalformel vor, welche ringförmige Bindung von 4 C- und 1 O-Atom sowie Ersatz der Aldehyd- durch die sekundäre alkoholische Gruppe zeigt, so wird noch ein weiteres C-Atom asymmetrisch.



Die vier mittleren, fettgedruckten Atome der sechszähligen C-Kette sind die asymmetrischen; die an sie gebundenen H- und OH-Gruppen können in 16-fach verschiedener Weise vertauscht werden, so daß 16 „stereoisomere" Hexosen möglich sind. Von diesen sind 8 die Spiegelbilder von 8 anderen, wie das z. B. oben aus der Formel für d- und l-Glukose zu ersehen ist; trägt ein C-Atom der einen Verbindung z. B. das H links, das OH rechts, so hat das entsprechende C-Atom des Spiegelbildes H und OH in gerade entgegengesetzter Anordnung. Hand in Hand mit der chemischen geht eine optische Struktur, die sich in der Drehung des polarisierten Lichtes äußert. 8 Hexosen drehen demnach links, 8 andere rechts. Es hat sich gezeigt, daß nur rechtsdrehende, aber nicht alle rechtsdrehenden Isomere gärfähig sind, nämlich d-Glukose, d-Mannose und d-Galaktose. Vergleichen wir deren Strukturformeln, so zeigt die d-Mannose eine Vertauschung der H- und OH-Gruppen am ersten, die d-Galaktose am dritten asymmetrischen C-Atom gegenüber der d-Glukose. Bei der oben noch angeführten d-Talose ist die Vertauschung am ersten und am dritten C-Atom eingetreten, und damit ist dieser Zucker aus der Reihe der gärfähigen Stoffe ausgetreten.

Die Struktur der Ketohexosen lernen wir an der d-Fruktose kennen (Lävulose):



Man sieht, daß die Gruppierungen an den drei asymmetrischen C-Atomen völlig mit den drei unteren asymmetrischen C-Atomen der d-Glukose und der d-Mannose übereinstimmen. Dementsprechend ist die Lävulose auch gärfähig. Sie ist es aber allein von allen bekannten Ketohexosen.

Es sind also im ganzen vier vergärbare Hexosen bekannt. Annähernd gleich gut wird d-Glukose und d-Fruktose vergoren, und kaum schlechter die Mannose. Dagegen verhalten sich verschiedene Saccharomycesarten zu der Galaktose verschieden [5]). S. Pasteurianus I

5) Ueber die wichtige Frage der Anpassung von Hefe (Oberhefe) an Galaktose s. Euler u. Mitarbeiter 1912 Zeitschr. f. physiol. Chemie **78** 246 (hier die ältere Literatur) u. 1914 Biochem. Zeitschr. **114** 277. Vgl. auch Tomita 1921 ebenda **121** 164.

vergärt sie ungefähr ebenso rasch wie die drei anderen Hexosen, S. ellipsoideus vergärt sie nur langsam und Pseudosaccharomyces apiculatus, wie es scheint[6]), nicht. — Eine nähere Einsicht in den Zusammenhang zwischen Struktur und Vergärbarkeit haben wir bis jetzt nicht gewonnen.

Die Disaccharide sind, wie gesagt, nicht direkt gärfähig, sie müssen erst durch Enzyme unter Wasseraufnahme in Hexosen zerlegt werden. So scheiden die gewöhnlichen Bier- und Weinhefen ein Enzym aus, die Invertase (Saccharase, vgl. S. 280), das in kurzer Zeit den Rohrzucker in gleiche Teile von Glukose und Fruktose zerspaltet. Die Spaltungsprodukte werden dann meistens nicht gleich schnell verarbeitet; bei vielen Hefen wird zuerst die Glukose, bei einzelnen aber auch zuerst die Fruktose in höherem Maße konsumiert; das kann auf einer Differenz im Gärvermögen beruhen, auch andere Umstände spielen dabei vielleicht eine ausschlaggebende Rolle, z. B. das Diffusionsvermögen[7]). In bestimmten Fällen (z. B. bei Monilia candida) verschwindet der Rohrzucker bei der Gärung, ohne daß zuvor Invertzucker an seine Stelle getreten ist; genaue Untersuchung hat gezeigt, daß auch hier eine Invertase tätig ist, die, weil sie nicht aus den Zellen herausdiffundieren kann, nur innerhalb derselben in Wirksamkeit tritt.

Eine große Anzahl von Hefen vermag nicht nur den Rohrzucker, sondern ebenso auch die Maltose zu hydrolysieren und die entstehenden Produkte (= 2 Mol. d-Glukose) zu vergären. Andere (S. Marxianus, Ludwigii, exiguus) greifen nur den Rohrzucker, wieder andere (Schizosaccharomyces octosporus) nur die Maltose an. Unter den als Pseudosaccharomyces apiculatus zusammengefaßten Sippen gibt es solche, die Rohrzucker spalten, andere, die es nicht können (Klöcker)[6]). Die Maltose spaltenden Formen produzieren das Enzym Maltase, das sich allerdings dem Nachweis entziehen kann, wenn man bei Versuchen, es aus den Hefen zu gewinnen, nicht darauf achtet, daß es eine spezifisch hohe Empfindlichkeit gegen Säuren besitzt[8]). Ein drittes Disaccharid, die Laktose (Milchzucker), wird wieder von anderen Hefen in d-Galaktose und d-Glukose gespalten[9]). Diese können alle auch Maltose und Saccharose hydrolysieren. Ebenso wird das vierte natürliche Disaccharid, die Trehalose, durch gewisse Hefen verarbeitet.

Von den künstlichen Disacchariden sowie von dem vergärbaren Trisaccharid Raffinose wollen wir schweigen. Und was schließlich die Polysaccharide, wie z. B. die Stärke, betrifft, so fehlt den Alkoholgärung erregenden Organismen im allgemeinen die Fähigkeit, sie auszunutzen, doch kommt eine solche einzelnen Pilzen, freilich nicht den Hefen (Saccharomyceten) zu, sondern gewissen Mucorineen, so z. B. Mucor alternans, Amylomyces Rouxii, und die Technik, zumal asiatischer Länder, verwertet die Fähigkeiten dieser Pilze. Dagegen spalten Hefen das Glykogen, einzelne auch Polyamylosen (Dextrine; s. S. 257).

6) Näheres bei Klöcker 1912 Cbl. Bakt. II **35** 359.
7) Knecht 1901 Cbl. Bakt. II **7** 165.
8) Willstätter u. Seibelt 1920 Zeitschr. f. physiol. Chemie **111** 157 u. 192; **115** 199. (Eine Berliner Brennereihefe, in der keine Maltase nachweisbar war, konnte gleichwohl Maltose lebhaft vergären.)
9) Willstätter u. Oppenheimer 1922 Zeitschr. f. physiol. Chemie **18** 168.

Neben der Gegenwart eines vergärbaren Zuckers ist auch eine bestimmte **Stickstoffquelle für die Gärung** unentbehrlich. Geeignet sind Ammoniak (nicht Nitrate) und Aminosäuren sowie Pepton; ungeeignet aber sind zahlreiche andere organische N-Verbindungen, die den Aminosäuren fern stehen. Dabei können diese Stoffe oft ein sehr ansehnliches Wachstum der Hefe vermitteln[10]). Die Aminosäuren werden zunächst desaminiert (Näheres S. 356) und das NH_3 gemeinsam mit Zucker zum Aufbau des Hefeeiweißes und anderer Zellbestandteile verwendet. Der N-freie Rest der Aminosäuren dient Aufbauzwecken nicht[11]). Aehnliche Ansprüche wie Hefe machen auch gärende Mucorineen, während z. B. Allescheria mit Amidstickstoff und ringförmig gebundenem N gärt[12]).

Gärungsgleichung. Der Zucker wird bei der alkoholischen Gärung in Kohlensäure und Alkohol gespalten, welche beide in ungefähr gleichen Mengen auftreten; so waren in einem Versuche Pasteurs aus 100 g Rohrzucker, die bei der Hydrolyse 105,26 g Invertzucker geben, 51,0 g Alkohol und 49,1 g Kohlensäure entstanden, der Rest von 5 g war für das Wachstum der Hefe und die Bildung von Nebenprodukten verwendet worden. Das Verhältnis von Kohlensäure und Zucker ist ungefähr so, wie man es erwarten muß, wenn ein Molekül Rohrzucker unter Wasseraufnahme in je vier Moleküle Kohlensäure und Alkohol zerfällt:

$$C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O = 4\ C_2H_6O + 4\ CO_2$$
$$100\ g + 5{,}3\ g = 53{,}8\ g + 51{,}5\ g$$

Eine Darstellung unter Berücksichtigung der Nebenprodukte (Glyzerin und Bernsteinsäure), die wir gleich noch zu behandeln haben, sowie der Verbrennungswerte des Ausgangsmaterials und der Endprodukte entnehmen wir Rubner[1]):

Die Nährlösung enthielt	100	g Rohrzucker	Verbrennungswert in Kal. **396,8**
Produkte der Gärung waren:	51,1	„ Alkohol	358,36
	3,4	„ Glyzerin	14,38
	0,65	„ Bernsteinsäure	1,99
	1,3	„ „Ansatz“	5,15
	49,2	„ CO_2	0,00
		Verbrennungswert sämtlicher Gärungsprodukte	379,88

Somit wird an Wärme frei: 16,92 Kal. pro 100 g Rohrzucker = 57,79 Kal. (nach neueren Berechnungen 51,4 Kal.) pro Molekül Rohrzucker. Vergleicht man nun mit dieser thermochemisch berechneten Gärwärme die mit Hilfe des Kalorimeters gemessene, so decken sich beide Werte nahezu. „In den gärenden Flüssigkeiten

10) H. Pringsheim 1907 Biochem. Zeitschr. **3** 121.

11) Nach Ehrlich 1911 Biochem. Zeitschr. **36** 477. So sammelt sich z. B. bei Tyrosinzufuhr Tyrosol in der Nährlösung an. Vgl. ferner Dernby zit. S. 274 Anm. 83, da auch Angaben über Hefeproteasen, und Zaleski u. Israilsky 1914 **32** 472. Ueber Hefeeiweiß vgl. Meisenheimer zit. S. 242, und 1921 Zeitschr. f. physiol. Chemie **114** 305. Steudel u. Peiser ebenda 201 (Hefenukleinsäure). — Ueber Glykogen und Hefegummi s. Salkowski zit. S. 323 Anm. 129. Ueber ein N-haltiges, Chitosamin lieferndes Polysaccharid der Hefe s. Meisenheimer 1909 Zeitschr. f. physiol. Chemie **104** 234. Ueber die vielbehandelte, auf Kosten des Glykogens erfolgende sogenannte Selbstgärung der Hefe s. Beijerinck 1913 Extr. d. livre jub. v. Laer 28. Ueber Fett, das sich aus Alkohol bei Luftzutritt bildet: Lindner Zeitschr. f. techn. Biol. **7**—**9**; s. auch S. 295 Anm. 69.

12) H. Pringsheim 1907 Autorref. Cbl. Bakt. II **21** 154.

ist somit keine andere Wärmequelle nachweisbar als die, welche aus der Vergärung des Zuckers fließt. Geringe Spaltungsvorgänge von Proteinen usw. sind kalorimetisch nicht nachweisbar" (vgl. Kap. 19).

Chemismus der alkoholischen Gärung. Die Zerspaltung des Zuckers in Alkohol und Kohlensäure ist eine außerordentlich tiefgreifende und kann sich nicht ohne Bildung eines oder mehrerer Zwischenprodukte vollziehen. In der Tat hat man sich eifrig bemüht, solche aufzusuchen. Zuerst wurde auf die Milchsäure hingewiesen[13]). Diese Annahme ist aber auch von ihrem Autor wieder verlassen worden[14]); dann sind Methylglyoxal[15]), Glyzerinaldehyd[15]) und Dioxyazeton[16]) als Zwischenprodukte angesprochen worden. Löb[17]) hat wohl zuerst auf die Möglichkeit hingewiesen, daß der Zucker erst weitgehend bis zum Formaldehyd zertrümmert werden könne, ehe sich Alkohol bildet. Kostytschew[18]) vermutete einen Abbau bis zum Acetaldehyd. Dieser Aldehyd tritt auch bei Schade[19]) auf, der Spaltung von Dioxyazeton in Acetaldehyd und Ameisensäure annahm.

Die Untersuchungen Neubergs[20]) und seiner Mitarbeiter haben dann die Kenntnisse vom Chemismus der Gärung auf einen festen Boden gestellt. Offenbar muß aus dem Zucker irgendeine Säure entstehen, da nur eine solche CO_2 mit der für die Gärung charakteristischen Geschwindigkeit abspalten kann, und als solche gilt Neuberg die Brenztraubensäure. Ist es bis jetzt auch nicht gelungen, sie als Zwischenprodukt der alkoholischen Gärung zu fassen[21]), so ist sie doch ganz außerordentlich leicht vergärbar[22]), unter Umständen gärt sie viel schneller als Zucker; somit ist die Wahrscheinlichkeit ihres transitorischen Auftretens im Verlauf der Gärung sehr groß[23]). Die Brenztraubensäure zerfällt dann karboxylatisch in Acetaldehyd und Kohlensäure und der Acetaldehyd wird zum Alkohol reduziert. Haben wir hiermit die Hauptetappen genannt, so müssen wir jetzt unter Neubergs Führung den Verlauf des Weges etwas genauer ansehen. Der Weg vom Zucker zur Brenztraubensäure soll über Methylglyoxal (Brenztraubensäurealdehyd) führen[24]):

1) $$C_6H_{12}O_6 - 2\,H_2O \rightarrow 2\,CH_3COCOH$$

13) Buchner u. Meisenheimer 1905 Ber. Chem. Ges. **38** 620.

14) Buchner 1910 Ber. Chem. Ges. **43** 1773; Bot. Cbl. **114** 653.

15) Wohl 1907 Biochem. Zeitschr. **5** 45.

16) Boysen-Jensen 1908 Ber. Bot. Ges. **26a** 666; 1910 Sukkersonderdelingen. Kopenhagen. Buchner zit. in Anm. 14 Karauschanow, Ber. Bot. Ges. **29** 322. Buchner u. Meisenheimer 1912 Ber. Chem. Ges. **45** 1633. Harden u. Young. Cbl. Bakt. II **35** 484, u. 1912 Biochem. Zeitsch. **40** 458 (sprechen gegen Dioxyazeton).

17) W. Löb 1906 Landwirtsch. Jahrb. **35** 541.

18) Kostytschew 1912 Zeitschr. f. physiol. Chemie **79** 130 u. 359.

19) Schade 1907 Zeitschr. f. physik. Chemie **57** 1.

20) 1923 Ergebn. d. Physiol. **21** 404. Vgl. auch Wieland 1922 ebenda **20** 477.

21) Kerb 1921 Biochem. Zeitschr. **122** 307. Grab ebenda **123** 69 (Kritik der positiv lautenden Angaben von Fernbach u. Schön 1914–20 Compt. rend.). Abderhalden u. Suzuki 1922 Fermentforsch. **6** 137 (Brenztraubensäure ist auch durch Adsorption an Tierkohle nicht faßbar).

22) Neuberg 1911 Sitzungsber. Berliner physiol. Ges. 20. Januar. Neubauer u. Fromherz 1911 ebenda. Kostytschew u. Mitarbeiter 1912 Zeitschr. f. physiol. Chemie **79** 359.

23) Auch Oxalessigsäure, d. h. eine mehrbasische Ketosäure, wird durch Hefe unter Abspaltung von 2 Mol. CO_2 vergoren. Ferner α-Ketobuttersäure zu Propylalkohol, Methyläthylbrenztraubensäure zu Methyläthylkarbinol. — Ueber die Vergärbarkeit von Brenztraubensäure durch Bact. coli, typhi murium, pneumoniae, berichten Karczag u. Schiff 1915 Biochem. Zeitschr. **70** (3 Abh.). Ueber Ueberführung von Phenylbrenztraubensäure in Phenylpropylaldehyd vgl. Rona 1914 Biochem. Zeitschr. **67** 137.

24) Wohl zit. Anm. 15. Erlenmeyer 1905 Chem. Cbl. **76**$_1$ 1533. Die monomolekulare Form dieses Dialdehyds wird allerdings durch Hefe nicht vergoren. Er muß also in einer der anderen möglichen, labilen Formen bei der Gärung auftreten.

Vielleicht liegt zwischen Zucker und Methylglyoxal noch Methylglyoxalaldol oder auch Glyzerinaldehyd[25]). Nunmehr muß aus Methylglyoxal durch einen ohne freien O_2 verlaufenden „Oxydationshub" die Brenztraubensäure entstehen, und das erfolgt durch Dismutation[26]) nach Cannizaro:

$$\begin{array}{lcl} 2)\ CH_2COHCOH & 2\,H_2 & CH_2OHCHOHCH_2OH\ \text{(Glyzerin)} \\ + & + \mid \rightarrow & + \\ CH_2COHCOH & 2\,O & CH_2COHCOOH\ \text{(Brenztraubensäure)} \end{array}$$

Wie ersichtlich, bildet sich dabei außer der Brenztraubensäure das schon oben als Nebenprodukt der Gärung genannte Glyzerin, das sich in der Nährlösung ansammelt, soweit es nicht dem Aufbau der Zellen dient. Brenztraubensäure aber ist, wie gesagt, nicht nachweisbar, da sie offenbar in statu nascendi in Acetaldehyd und Kohlensäure zerfällt:

$$3)\qquad CH_3COCOOH \rightarrow CO_2 + CH_3COH\ \text{(Acetaldehyd)}$$

Indem wir auf den Nachweis der Aldehydstufe gleich zu sprechen kommen, führen wir hier sofort an, daß der endliche Uebergang des Aldehyds in den Alkohol (Hydrierung) wiederum durch Dismutation, und zwar sogenannte gekreuzte Dismutation[27]), zwischen Acet- und Brenztraubensäurealdehyd erfolgt, wobei außer Alkohol Brenztraubensäure sich bildet:

$$\begin{array}{lcl} 4)\ CH_3COCOH & O & CH_3COCOOH\ \text{(Brenztraubensäure)} \\ + & + \mid \rightarrow & \\ CH_3COH & H_2 & CH_3CH_2OH\ \text{(Alkohol)} \end{array}$$

Um nun den Acetaldehyd während des Gärungsvorganges abzufangen und so als Zwischenstufe nachzuweisen[28]), setzte Neuberg zu der Nährlösung schweflige Säure in Form des neutralen Sulfits, Na_2SO_3, mit welchem der Aldehyd eine esterartige Verbindung eingeht, die sich nunmehr ansammelt[29]). Folge davon ist aber, daß der Wasserstoff, der im Verlauf der normalen Gärung auf den Aldehyd „abgeladen" wird, nicht etwa frei wird, sondern auf den Zucker bzw.

25) Abderhalden 1922 Fermentforsch. **6** 143.

26) Die erste bekannt gewordene Aldehydmutase wies Parnas in der Niere nach. 1910 Biochem. Zeitschr. **28** 274. Vgl. außerdem Kumagawa 1921 ebenda **123** 233; Kostytschew 1912 Ber. Chem. Ges. **45** 1289.

27) Den Nachweis der Möglichkeit solcher Dismutation erbrachte Nord 1920 Biochem. Zeitschr. **106** 275. — Die hydrierende Befähigung der Hefe äußert sich unter anderem auch in der Reduktion von S zu H_2S oder von Farbstoffen zu Leukoverbindungen. Solche können sozusagen mit dem Aldehyd in Konkurrenz treten. „Der Gärungswasserstoff ist beweglich." Ueber die Reduktion von Formaldehyd zu Methylalkohol durch lebende und tote Hefe: Neuberg u. Welde Biochem. Zeitschr. **67** 104; des Kapronaldehyds zu n-Hexylalkohol durch lebende Hefe: Id und Nord ebenda 24. Reduktion des Zimtaldehyds zu Zimtalkohol Rona ebenda 137.

28) Neuberg u. Reinfurth 1918 Biochem. Zeitschr. **89** 365. Vgl. auch Abderhalden u. Glaubach 1922 Fermentforsch. **6** 143. (Versuche, Acetaldehyd an Tierkohle zu adsorbieren.)

29) Für Vorlesungszwecke eignet sich besonders $CaSO_3$ (Neuberg 1919 Zeitschr. f. Bot. **11** 180). Ueber die Verwendbarkeit des Dimedons als Abfangmittel siehe die Literatur. — Wenn der Zucker der Nährlösung durch das Sulfit nicht festgelegt wird, so liegt das daran, daß die Zuckersulfitverbindung äußerst locker ist. Auch Brenztraubensäure kann durch Sulfit nicht „abgefangen" werden, weil ihr Bisulfit offenbar durch die gärende Hefe alsbald in Acetaldehydbisulfit verwandelt wird.

dessen Abbauprodukte stürzt und diese zu Glyzerin hydriert. Auf ein Mol. festgelegten Aldehyd wird dabei immer ein Mol. Glyzerin als korrelatives Reduktionsprodukt gebildet. So resultiert durch den Sulfitzusatz die sog. „zweite Vergärungsform“ Neubergs, die durch reichliche Glyzerinbildung charakterisiert ist,

$$C_6H_{12}O_6 \rightarrow CH_3CHO + CO_2 + C_3H_8O_3$$

wie er sie im Gegensatz zu der normalen „ersten“ (Gay-Lussacschen: $C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2\,C_2H_5OH + 2\,CO_2$) nennt.

Theoretisch könnten 24 Proz. des Zuckers als Aldehyd festgelegt werden, 51 Proz. als Glyzerin erscheinen. In Wirklichkeit wird nur 70 Proz. der möglichen Menge erreicht[30]), neben der 2. läuft also die 1. Vergärungsform immer nebenher.

Die sog. „dritte Vergärungsform“ tritt ein in Gegenwart von Karbonaten. Sie verläuft nach der folgenden Gleichung:

$$2\,C_6H_{12}O_6 + H_2O \rightarrow CH_3COOH + C_2H_5OH + 2\,CO_2 + 2\,C_3H_8O_3$$

Das Wesentliche ist hier also eine Disproportionierung des Acetaldehyds zu Essigsäure und Alkohol. Auch hierbei steigt die Glyzerinausbeute durch Hydrierung eines „Zuckeranteils“. Die größte erreichte Ausbeute beträgt 30 Proz. der möglichen. Statt der Karbonate können übrigens Diaminosäuren oder Harnstoff die 3. Form auslösen[31]).

Mit Neuberg können wir somit diese drei Vergärungsformen[32]), die stets nebeneinander herlaufen, von denen aber immer eine je nach den Bedingungen vorwaltet, in folgendes Schema zusammenfassen:

Hexose → Acetaldehyd
- 1 → Hydrierung zu Alkohol
- 2 → Fixierung des Aldehyds unter korrelativer Glyzerinbildung
- 3 → Dismutation in Essigsäure und Alkohol unter korrelativer Glyzerinbildung.

Noch sei erwähnt[33]), daß die drei Formen unter Verwendung von Saccharose, Raffinose, Glukose, Fruktose, auch Galaktose, wenn die Hefen an diese gewöhnt sind (S. 350), vor sich gehen können, Maltose aber nur dann vergoren werden kann, wenn die Lösung nicht alkalisch reagiert, da die Maltase gegen alkalische Reaktion zu empfindlich ist[34]).

---

30) Kumagawa (1922 Biochem. Zeitschr. **131** 148) erreichte bei Sakéhefe 80 Proz.

31) Sandberg 1921 Biochem. Zeitschr. **128** 76.

32) Ueber die sogenannte „4. Vergärungsform“, die bei Buttersäuregärung vorkommt, und bei welcher der Aldehyd aldolisiert, und bei welcher, da kein Wasserstoffakzeptor auftritt, freier Wasserstoff entweicht; über die „5. Vergärungsform“, bei welcher der Aldehyd, wie bei der 3., dismutiert wird, aber kein Glyzerin gespeichert wird, weil der entsprechende Kohlehydratanteil nicht hydriert, sondern in Milchsäure übergeführt wird (so durch Bact. coli), sowie über die „6. Vergärungsform“, die sog. phytochemische Reduktion von Aldehyden zu Alkoholen, vgl. Neuberg und Cohn 1921 **122** 204. Ueber die praktische Verwendbarkeit der alkoholischen Gärung zur technischen Glyzeringewinnung s. Connstein u. Lüdecke 1919 Ber. Chem. Ges. **52** 1385, und 1919 Naturwissensch. **7** 403. Cocking 1922 Chem. Cbl. **93**$_2$ 1180.

33) Tomita 1921 Biochem. Zeitschr. **121** 164.

34) Ueber Abhängigkeit der Gärung vom p_H der Lösung s. auch Hägglund 1915 Samml. chem.-techn. Vorträge **21** 129.

Gärungsenzyme. Wie allbekannt, ist von E. Buchner der Nachweis erbracht worden, daß die Gärung durch ein Enzym bewirkt wird, das den Namen Zymase erhielt. Damit war eine Vermutung, die schon Traube (1858) ausgesprochen hatte, bestätigt.

Die Existenz der Zymase konnte von Buchner zunächst in der Weise bewiesen werden, daß er untergärige Hefe mit Sand zerrieb und dann unter hohem Druck auspreßte. Der so gewonnene Preßsaft, der frei von lebenden Zellen war, konnte Zucker in Alkohol und Kohlensäure überführen. Später wurde es möglich, in noch einfacherer Weise zu zeigen, daß die Gärbefähigung nicht an das lebende Plasma gebunden ist, denn es gelang, Gärung mit intakten Hefezellen zu erzielen, die durch Eintragung in Azeton oder Aether getötet und dann rasch getrocknet waren. Solche oder ähnlich gewonnene Trockenhefen sind im Handel erhältlich[35]).

Konnte man zunächst bei ihrer Entdeckung die Zymase so gut wie hydrolysierende Enzyme für einen einheitlichen Körper halten, so ergaben die neueren Untersuchungen, über die eben referiert worden ist, daß erst durch gemeinsames Zusammenwirken mehrerer Enzyme die Produktion von Alkohol und Kohlendioxyd aus Zucker erfolgt.

Wir sehen von Aldehydmutasen[26]) hier ab. Von der Zymase im engeren Sinne läßt sich die Karboxylase abtrennen, weil sie gegen Gifte und hohe Temperatur nicht so empfindlich ist, wie jene[36]). Es zeigt sich, daß auch bei Toluolgegenwart brenztraubensaure Salze vergoren werden, wodurch dieser Prozeß als ein zweifellos enzymatischer gekennzeichnet ist[37]).

Was nun die Zymase im engeren Sinne angeht, so ist schon lange bekannt, daß sie (nicht aber die Karboxylase) zu ihrer Arbeit eines sog. „Koenzyms" bedarf. Im Gegensatz zu der thermolabilen Zymase leistet es gegen Erhitzung Widerstand und kann von der Zymase durch Filtration getrennt werden. Auch wird im Preßsaft das Koenzym rasch zerstört, während die Zymase länger resistiert. So hat man also mehrere Mittel, die beiden Enzyme zu trennen, und es zeigt sich dann, daß sie einzeln unwirksam sind. Weiter[38]) hat sich dann die Vorstellung entwickelt, daß organische Phosphate bei der Gärung unentbehrlich sind, und daß durch das im Preßsaft vorhandene Enzym Phosphatese (Euler) anorganische in organische Phosphate übergeführt werden, und zwar in Fruktosediphosphorsäureester, sog. Zymophosphat[39]). Im Zusammenhang damit steht dann die von Harden und Euler[40]) vertretene Anschauung, daß die Gärung in folgender Weise verläuft:

$$2\,C_6H_{12}O_6 + 2\,Na_2HPO_4 \rightarrow 2\,CO_2 + 2\,C_2H_6O + C_6H_{10}O_4(Na_2PO_4)_2 + 2\,H_2O$$

35) Lebedeff (1911) mazeriert trockene Hefe mit Wasser und filtriert; das Filtrat enthält sehr gärfähige Zymase.

36) Neuberg u. Iwanoff 1914 Biochem. Zeitschr. **67** 1. (Karboxylase kann auch aus trockener, obergäriger Hefe gewonnen werden, die keine Zymase ergibt.)

37) Neuberg u. Mitarbeiter 1914 Biochem. Zeitschr. **67** 1, u. 1915 **71** 52.

38) Harden u. Young 1906 Proc. Roy. Soc. **77** 405; 1911 Biochem. Zeitschr. **32** 177.

39) Neuberg 1917 Biochem. Zeitschr. **83** 244; 1918 **88** 432. Euler 1917 Zeitschr. f. physiol. Chemie **100** 207 (zeitlicher Verlauf der Veresterung). Euler u. Nordlund 1921 ebenda **116** 229. Die Anschauung Iwanoffs (1909 Cbl. Bakt. II **24** 1), daß das Zymophosphat Triosephosphorsäure sei, ist irrig und gibt keinen Anhalt dafür, daß der Zuckerabbau bei der Gärung sich über eine Triose vollzieht.

40) 1910 Biochem. Zeitschr. **32** 177. Euler 1911 ebenda **36** 401.

Der neben Alkohol und Kohlendioxyd gebildete Hexosephosphorsäureester soll durch das Enzym Phosphatase sofort wieder in Phosphorsäure und Hexose gespalten werden und die Phosphorsäure imstande sein, von neuem Gärung zu verursachen[41]).

Neuberg[42]) steht dieser Anschauung skeptisch gegenüber. Da Hefesäfte zwar die Hexose quantitativ phosphorylieren, lebende Hefe aber nur in sehr beschränktem Umfang, hält er die Massenproduktion des Hexosephosphats für ein „Spiel entfesselter Enzymkräfte". Da ferner Oberhefen und auch viele Unterhefen trotz guter Gärkraft zur Phosphorylierung unfähig sind, kann Gärung jedenfalls ohne solche Veresterung verlaufen. Vielleicht erfolgt in irgendeiner Weise eine gewisse Regulierung der Gärgeschwindigkeit durch Bildung von Zymophosphat.

Auf die ungeheure Literatur über Gärungsenzyme kann hier nicht weiter eingegangen werden, nur zwei Punkte seien noch berührt: Zuerst die Regulierbarkeit des Enzymgehaltes der Hefen durch die Züchtungsbedingungen, wie wir sie für andere Organismen schon kennen gelernt haben (S. 312). Euler[43]) wies nach, daß durch Züchtung auf Hexosen und Disacchariden, nicht auf Milchzucker oder Mannit, der Enzymgehalt (die Vergärungsgeschwindigkeit) gesteigert werden kann. Von der Angewöhnung an Galaktose, d. h. einer qualitativen, nicht lediglich quantitativen Regulierung war oben schon die Rede (Anm. 5). Hayduck[44]) fand, daß eine gärschwache Torula durch Luftentziehung in eine gärkräftige umgezüchtet werden kann.

Eine zweite Frage, die in der Lehre von den Gärungsenzymen an Bedeutung gewinnt, ist die nach dem Zustand der Zymase in der lebenden Zelle. Rubner[45]) schloß aus dem Befund, daß Hefesäfte oder Dauerhefen nur einen Bruchteil der Gärwärme entwickeln, die bei Verwendung lebender Hefen erzielt wird, daß in der lebenden Zelle „ein am lebenden Eiweiß hängendes" Enzym die Zuckerzersetzung bedinge. Euler[46]) schloß aus der Tatsache, daß trockene Hefe oder Preßsaft durch Toluol nicht in ihrer Gärkraft gehemmt wird, wohl aber lebende Hefe, daß in vivo die Zymase zum größten Teil ans Protoplasma gebunden sei, und dieser gebundene Anteil, nicht aber der freie, werde durch Toluol geschädigt. Beim Trocknen werde die Zymase vom Protoplasma getrennt. Aehnliche Gedankengänge finden wir bei Hayduck[44]). Wenn Brennereihefe zur Zymasedarstellung nach Buchner ungeeignet ist, so hat das darin seinen Grund, daß in ihr im Gegensatz zur untergärigen Bierhefe wesentlich nur gebundene Zymase vorliegt, die mit dem Tod der Zellen zugrunde geht. Alle diese Ausführungen erinnern lebhaft an die früher schon genannten Anschauungen von Ruhland oder von Palladin, über Verkettung von Enzym und Protoplasma, und sind vielleicht geeignet, einer allzu ausschließlich enzymfrohen Hefeforschung einen kleinen Dämpfer aufzusetzen[47]).

Als **Nebenprodukte der Gärung** werden einerseits gewisse „Bukettstoffe" bezeichnet, die den spezifischen Geschmack der verschiedenen alkoholischen Getränke bedingen und hier nicht besprochen werden sollen; zweitens aber findet sich regelmäßig Glyzerin, dessen Bildung oben schon betrachtet worden ist, Bernsteinsäure und höhere Alkohole, die sog. Fuselöle. Die Entstehung von Fuselölen und Bernsteinsäure haben die Forschungen Ehrlichs[48]) aufgeklärt. Die Fusel-

41) Lebedeff 1911 Biochem. Zeitschr. **36** 248, u. 1912 Ber. Chem. Ges. **45** 3256.

42) 1920 Biochem. Zeitschr. **103** 320.

43) 1918 Zeitschr. f. physiol. Chemie **101** 59.

44) Hayduck u. Haehn 1922 Biochem. Zeitschr. **128** 568.

45) Zit. in Anm. 1. Desgl. Nathansohn Anm. 111 S. 345.

46) Euler 1916 Fermentforsch. **1** 465. Euler u. Myrbäck 1921 Zeitschr. f. physiol. Chemie **117** 28.

47) Vgl. aber Buchner 1914 Ber. Chem. Ges. **47** 853; 1917 Biochem. Zeitschr. **82** 117.

48) Ehrlich 1911 Bedeutung des Eiweißstoffwechsels für die Lebensvorgänge. Samml. chem. u. chem.-technisch. Vorträge. Stuttgart. (Zusammenfass. Darstellung.) S. auch 1912 Ber. Chem. Ges. **45** 883.

öle bestehen vor allem aus den beiden Gärungsamylalkoholen; sie treten in außerordentlich wechselnder Menge bei gewöhnlichen Gärungen auf. EHRLICH zeigte, daß der Isoamylalkohol aus Leucin, der optisch aktive Amylalkohol aus Isoleucin entsteht. Durch Zusatz von Leucin kann dementsprechend die Ausbeute an Amylalkohol ganz beträchtlich gesteigert werden. Umgekehrt kann durch Ammoniakernährung die Fuselölbildung fast ganz unterdrückt werden; nicht immer vollständig, weil ja die Hefe selbst aus Ammoniak Leucin bilden und dieses vergären kann. In ähnlicher Weise wie Leucin können nun, scheint es, alle Aminosäuren von Hefe vergoren werden. So wurde aus Phenylalanin der Phenyläthylalkohol, aus Tyrosin der p-Oxyphenyläthylalkohol und aus Tryptophan der β-Indoläthylalkohol Tryptophol erhalten. Bei genauer Betrachtung verläuft der Vorgang wohl immer so, daß aus der Aminosäure unter NH_3-Verlust und Oxydation die entsprechende α-Ketosäure sich bildet, die dann dank ihrer Karbonylgruppe C = O dem Angriff der Karboxylase erliegt. Die so entstandenen Aldehyde werden alsbald zu Alkoholen reduziert; daneben können geringe Mengen von Säuren sich bilden[49]). Die schon genannte Bernsteinsäure bildet sich aus Glutaminsäure, und zwar wohl über α-Ketoglutarsäure als Zwischenprodukt.

Wenn man nach einer biologischen Bedeutung dieser Aminosäurenvergärung sucht, so wird man sie nicht in dem Energiegewinn finden wollen, der bei solchen Spaltungen resultiert; viel wahrscheinlicher ist, daß die Ammoniaklieferung das Wesentliche dabei ist (S. 352).

Nachdem wir die Abhängigkeit der alkoholischen Gärung vom Gärmaterial und den Enzymen betrachtet haben, hätten wir noch einige andere äußere Umstände ins Auge zu fassen. Hier wären vor allem die Stoffe zu nennen, die als Gärbeschleuniger, Aktivatoren, **Biokatalysatoren** (EULER) bezeichnet werden, daneben auch die Paralysatoren, die hemmen, aber in geringer Konzentration ebenfalls stimulieren[50]). Nach NEUBERG[51]) stimulieren Ketosäuren. Da solche im normalen Gärverlauf auftreten, wird die Gärung also autokatalytisch beschleunigt. Es stimulieren ferner vielfach reduzierbare, d. h. als H_2-Akzeptoren fungierende Stoffe, wie Aldehyde, Disulfide, Chinon, mineralische Oxyde, die leicht in Oxydule übergehen; solche sollen nach NEUBERG derart wirken, daß sie die Erreichung der „Oxydationsstufe" (S. 354) der Brenztraubensäure von den Zuckerabbauprodukten aus erleichtern. Es stimulieren aber auch noch viele andere Stoffe, Aminosäuren, Purinstoffe, Bitterstoffe, Hefeextrakte, Auszüge tierischer und pflanzlicher Organe[52]) usw., Vitamine[53]). In all diesen Fällen muß natürlich unterschieden werden, ob die Stoffe nur bei Verwendung von Preßsaft oder auch von lebender Hefe wirksam sind, ob sie ferner die Vermehrung der Zellen oder die Gärleistung der einzelnen Zelle fördern.

Die vielumstrittene Frage, warum eine Gärung nicht zustande kommt, wenn man Zuckerlösungen, die außer Zucker nur Mineralstoffe, Stickstoff nur als Ammonsalz enthalten, mit einzelnen Hefezellen impft, wohl aber, wenn man durch reichliche Hefeeinsaat außer den Zellen noch unbekannte N-haltige Stoffe, den von WILDIERS so genannten Bios, einführt, ist leider wohl immer noch nicht recht spruchreif. Viele Forscher halten den Bios für Vitamine[54]). Nach LINDNER[55]) handelt es

49) NEUBERG u. RINGER 1915 Biochem. Zeitschr. **71** 226 (hier auch Angaben über bakteriellen Abbau von Ketosäuren). — Ueber Abbau tertiärer Aminosäuren KURONO 1923 ebenda **134** 424. — Ueber Veresterung von Alkoholen durch Hefe s. WEBER 1922 Biochem. Zeitschr. **129** 208.

50) BOAS 1922 Ber. Bot. Ges. **40** 32 u. 249.

51) NEUBERG u. SANDBERG 1921 Biochem. Zeitschr. **121** 215; 1922 **126** 153.

52) NEUBERG Anm. 51. ABDERHALDEN 1917/18 Fermentforsch. **2** 44 u. 128; 1922 **6** 119.

53) EULER u. PETTERSON 1921 Zeitschr. f. physiol. Chemie **114** 1. EULER u. MYRBÄCK 1921 ebenda **115** 115. SWOBODA 1922 Journ. of biol. chem. **52** 91.

54) z. B. BACHMANN 1921 Ref. Cbl. Bakt. II **53** 379. THOLIN 1921 Zeitschr. f. physiol. Chemie **115** 235.

55) LINDNER 1919 Ber. Bot. Ges. **37** (34).

sich darum, daß Hefe bei Zufuhr von Ammoniumsalzen als einziger N-Quelle nur langsam Eiweiß aufbauen kann, daher bei Luftzutritt und NH_3-Zufuhr reichlich Fett aus Alkohol bildet und daß dadurch ihr Sprossungsvermögen gehemmt wird[56]).

Einfluß des Sauerstoffes auf die Gärung. Pasteur[57]) wies nach, daß pflanzliche Organismen in Beziehung auf den Sauerstoff verschiedene Ansprüche machen. Auf der einen Seite gibt es solche, die nur bei Sauerstoffgegenwart ihre normale Entwicklung durchmachen können, andererseits solche, für die Sauerstoff Gift ist. Man nennt die einen aerobe oder aerophile, die anderen anaerobe oder aerophobe. (Näheres S. 368.) Der Unterschied ist nicht so groß, wie man glauben könnte. Wir sahen bei der Betrachtung der typischen aeroben Pflanze, daß eine gewisse hohe Partiärpressung des Sauerstoffes auch für sie verderblich wird. Bei ihr liegt aber diese schädliche Sauerstoffpression weit über dem normalen O_2-Gehalt der atmosphärischen Luft, während sie bei typischen Anaerobionten viel tiefer liegt. Die Extreme sind indes durch Uebergänge verbunden, die sich in der Zunahme der Schädlichkeit des Sauerstoffes einerseits, in der Zunahme der Notwendigkeit des Sauerstoffes andererseits ganz allmählich abstufen. Gewisse aerobe Pilze und Bakterien können übrigens mit Hilfe eigenartiger Farbstoffe Sauerstoff locker binden und so einige Zeit in O_2-armem Substrat leben[58]).

Die gewöhnlichen aerophilen Pflanzen können nun, wie wir sahen, durch die intramolekulare Atmung eine Zeitlang ihr Leben fristen. Die Alkoholgärung bildet einen, freilich minderwertigen Ersatz für die Atmung. Bei anderen Organismen ist dieser Ersatz vollkommener. So verbrennt Mucor stolonifer bei Luftzutritt den Zucker völlig zu CO_2 und H_2O; bei Luftmangel aber tritt alkoholische Gärung ein, die im Gegensatz zu noch typischeren Aerobionten tagelang weitergeht[59]). Andere Mucorarten aber, z. B. mucedo, racemosus, javanicus[60]), verbrennen auch bei Luftzutritt niemals den Zucker glatt, sondern sie bilden stets Alkohol, produzieren also auch dann immer Zymase (Kostytschew). Bei vollem Luftzutritt ist aber das Verhältnis der alkoholischen Gärung zur Atmung bei den verschiedenen Mucorarten keineswegs um so größer, je gärtüchtiger die Art ist; die oxydative Kraft bei Sauerstoffzutritt ist also der Gärbefähigung bei Sauerstoffmangel nicht umgekehrt proportional. So ist das Verhältnis Alkohol zu Kohlensäure, das bei Luftzutritt durchschnittlich gleich 4 : 5 ist (statt 1 : 1 bei Luftmangel), in gelüfteten Kulturen des Mucor racemosus kleiner als des M. mucedo, obwohl ersterer gärtüchtiger ist.

Beachtenswert ist es[61]), daß auch bei der alkoholischen Gärung dieser Pilze (Mucor, Aspergillus usw.) wie bei der Hefe mittels Sulfites Acetaldehyd abgefangen werden kann, wobei die Menge des produzierten Alkohols abnimmt.

56) Es ist nur ein verschwindender Teil der großen Literatur genannt. Vgl. auch noch Euler u. Karlsson 1922 Biochem. Zeitschr. **130** 550. Fränkel u. Mitarbeiter 1921 ebenda **126** 189 u. 222. v. Laer 1913 Ref. Cbl. Bakt. II **37** 529.

57) Pasteur 1861 Compt. rend. **52** 344; 1863 ebenda **56** 416 u. 734.

58) Shibata 1912 Jahrb. wiss. Bot. **51** 179.

59) Kostytschew 1904 Cbl. Bakt. II **13** 490, u. 1920 Zeitschr. f. physiol. Chemie **111** 126 u. 141.

60) Kostytschew 1920 zit. in Anm. 59.

61) Cohen 1920 Biochem. Zeitschr. **112** 139. Neuberg u. Cohn zit. Anm. 32. Dort auch Daten über Bildung von Acetaldehyd aus Alkohol durch Kahmhefen. Vgl. auch Kostytschew zit. Anm. 59.

An die Mucorineen schließt sich nun die Hefe eng an; sie hat neben der Gärfähigkeit auch das Vermögen der gewöhnlichen Atmung, und wenn Sauerstoff im Gärsubstrat vorhanden ist, wird ein Teil des Zuckers veratmet, der Rest vergoren. Selbst bei bester Lüftung wurde in den Versuchen Giltays[62]) nur 21 Proz. Zucker veratmet, also $^4/_5$ vergoren. In gelüfteten Kulturen wird mehr Zucker verbraucht als in ungelüfteten. Dagegen bildet die Einheit Hefe in ungelüfteter Kultur mehr Alkohol als bei Luftzutritt.

Das Maximum der Alkoholbildung bedeutet nun keineswegs die optimalen Lebensbedingungen der Hefe. Wachstum und Vermehrung der Hefe ist nämlich in hohem Grade von der Sauerstoffzufuhr abhängig. Bei starker Sauerstoffentziehung hört also die Vegetation schließlich ganz auf, während die Gärung noch länger andauern kann. Leider herrscht keine Einigkeit darüber, wie weit die Vermehrung der Hefe bei Sauerstoffausschluß geht, während sie von einigen Forschern ganz geleugnet wird, geben andere[63]) eine solche auf das 20—30-fache der Anfangsmasse an; eine einheitliche Beantwortung ist auch wegen der verschiedenartigen Ansprüche der verschiedenen Hefesippen ausgeschlossen. Jedenfalls ist das Wachstum bei ausschließlicher Alkoholgärung ein beschränktes, ein unbegrenztes bei dem Hinzukommen der Atmung. Da nun die Menge des in der Zeiteinheit entstehenden Alkohols auch von der Hefemenge abhängt, kann man a priori nicht wissen, ob eine minimale Hefemasse in Nährlösung mit oder ohne Sauerstoff schließlich mehr Alkohol geben wird. Erfahrungen der Praxis haben ergeben, daß bei geringer Sauerstoffzufuhr die Vermehrung der Hefe schon so stark gefördert und die Gärung so wenig gehemmt wird, daß hierbei die maximale Alkoholbildung zu beobachten ist. Wird eine passende Nährlösung unter sorgfältigem Luftabschluß mit einer ganz kleinen Hefenmenge beschickt, so reißt der Organismus zunächst den in der Flüssigkeit gelösten Sauerstoff begierig an sich; er vermag sogar locker gebundenen Sauerstoff sich anzueignen, kann also z. B. dem Oxyhämoglobin den Sauerstoff entreißen. So wächst die Hefe zunächst etwas heran, und die alkoholische Gärung setzt ein, man sieht in der Flüssigkeit Kohlensäureblasen auftreten; bald aber werden sie kleiner und kleiner, und schließlich hören sie auf erkennbar zu sein. Es ist dann sehr auffallend, wie die Zufuhr eines winzigen Luftbläschens sofort die Intensität der Gärung wieder steigert[64]). Wird aber der Sauerstoff dauernd ausgeschlossen, so geht schließlich die Hefe zugrunde, auch wenn noch Nährstoffe vorhanden sind[65]). So dürfte also doch wohl auch die eigentliche Alkoholgärung auf die Dauer durch eine geringe Sauerstoffmenge gefördert werden. Die Angaben der Literatur sind freilich in diesen ganzen Fragen in einer Weise auseinandergehend, wie nicht leicht an einem anderen Punkte der Physiologie[65]).

Die Hefe gehört also weder zu den ausgesprochenen Aerobionten noch zu den Anaerobionten. Diese Ausdrücke sind überhaupt nicht recht zweckmäßig, weil verschiedene Funktionen der Hefe in verschiedener Weise vom Sauerstoff beeinflußt werden. Leider ist das Minimum, Optimum und Maximum des Sauerstoffes für diese Funk-

62) Giltay u. Aberson 1894 Jahrb. wiss. Bot. **26** 543.
63) Beijerinck 1894 Archives néerlandaises **29** 1.
64) Duclaux 1900 Traité de microbiologie **3** 308. Paris.
65) Vgl. zu diesen Ausführungen auch Brown 1914 Ann. of Bot. **28** 197.

tionen noch nicht in derselben eingehenden Weise für die Hefe bearbeitet, wie das durch WUND[66]) für Bakterien geschehen ist.

Wenn die Hefe auch unter den Bedingungen, welche normale Atmung ermöglichen, Alkohol bildet, so bedeutet das in energetischer Hinsicht eine Verschwendung, und es frägt sich, ob diesem Verlust ein andersartiger Gewinn gegenübersteht. WORTMANN[67]) erblickt im Alkohol ein Kampfmittel der Hefe gegen konkurrierende Mikroorganismen; in der Tat können die Hefen selbst 10—18 Proz. Alkohol ertragen[68]), während viele andere, in zuckerhaltigen Flüssigkeiten auftretenden Organismen schon von 4—10 Proz. Alkohol geschädigt werden. Diese Theorie erinnert an die Auffassung der Säurebildung bei den Schimmelpilzen, die ja auch nicht um des Energiegewinnes willen eintritt, sondern aus „ökologischen Gründen" (S. 337).

Wir sehen also, daß die Hefe von ihrer Gewohnheit, Alkohol stets zu bilden, einen Vorteil hat, und wir vermuten, daß andere Gärungserreger sich ähnlich verhalten dürften (vgl. auch KOSTYTSCHEW zit. Anm. 59).

Atmungsenzyme. Erst jetzt, nachdem wir die alkoholische Gärung studiert und die Zymase kennen gelernt haben, können wir die Ursache der typischen Atmung verstehen. Wir haben die Atmung als eine Verbrennung bezeichnet, und das ist sie auch zweifellos, wenn man nur die Endprodukte ins Auge faßt, zu denen sie führt. Betrachtet man dagegen den chemischen Vorgang selbst, so ist dieser jedenfalls sehr verschieden von dem Vorgang der gewöhnlichen Oxydation, wenigstens wenn man sich diese als eine direkte Verbindung des Sauerstoffes mit einem anderen Körper vorstellt. Zucker, Stärke, Fett, die Substanzen, die in der Zelle bei der Atmung verschwinden, vereinigen sich bei der niedrigen Temperatur, in der sich das Leben abspielt, nicht mit Sauerstoff; wenigstens ist nirgends eine wesentliche Bildung von Kohlensäure aus ihnen unter dem alleinigen Einfluß von Sauerstoff beobachtet worden[69]). Es sprechen aber auch andere Gründe gegen die Annahme, die Verbrennung von Zucker im Organismus sei ohne weiteres zu vergleichen mit der Verbrennung von Kohle im Ofen; so vor allem der Umstand, daß die Atemgröße in weitem Maße unabhängig von der Menge des gebotenen Sauerstoffes und auch der Menge des Atemmateriales nicht proportional ist. Ferner ist die Verbrennung häufig keine vollständige, sondern macht bei einem bestimmten Zwischenprodukt Halt, obwohl es nicht an Sauerstoff fehlt, um diese Zwischenprodukte weiter zu oxydieren.

Das hellste Licht auf die Ursache der Atmung wirft die Erscheinung der intramolekularen Atmung. Man kann diese als einen neuen Prozeß betrachten, der bei Sauerstoffmangel an Stelle der normalen Atmung tritt. Man kann aber auch — mit PFEFFER — die Grundvorgänge in beiden Prozessen für identisch halten. Diese zweite Vorstellung hat sich bewährt. Nach ihr müßte zunächst eine Zerspaltung von organischer Substanz eintreten, die sich vollzieht, einerlei ob Sauerstoff zugegen ist oder nicht. Die Folge der Zerspaltung wäre die Entstehung einerseits von Kohlensäure, andererseits eines leicht oxydablen Körpers. Der letztere würde bei Gegenwart von Sauerstoff oxydiert[70]).

66) WUND 1906 Diss. Marburg.
67) WORTMANN 1902 Weinbau und Weinhandel.
68) Weitere Zahlen z. B. bei HAYDUCK u. HAEHN Anm. 44; vgl. auch BROWN Anm. 65.
69) Vgl. HERZFELD u. KLINGER zit. S. 344 Anm. 107.
70) KOSTYTSCHEW 1908 Biochem. Zeitschr. **15** 164.

Das Wesentliche dieser Auffassung liegt in der Annahme, daß die Atmung aus zwei Prozessen besteht, die nicht notwendig miteinander verkettet sind: Spaltung und Oxydation. Sehen wir uns nach Tatsachen um, die für die Existenz zweier Prozesse sprechen! Da erinnern wir an die Ergebnisse von Puriewitsch, aus denen hervorgeht, daß Kohlensäurebildung und Sauerstoffaufnahme auch bei der gewöhnlichen Atmung viel unabhängiger voneinander sind, als man früher geglaubt hatte. Wir verweisen sodann auf die von Palladin und Petraschevsky [71]) festgestellte Tatsache, daß die Alge Chlorothecium, wenn sie eine Zeitlang in einer Wasserstoffatmosphäre gehalten wurde, nach Rückkehr in Sauerstoff nun sehr viel mehr Kohlensäure ausgibt als gewöhnlich. Und Noack [72]) fand, daß die Atmung von Thermoascus nach längerem Sauerstoffentzug und dann wieder erfolgtem Sauerstoffzutritt zwar nicht wieder die frühere Intensität erreichte, daß aber der Atmungsquotient auf 6 hinaufschnellte. Das ist verständlich, wenn man annimmt, daß während der Anaerobiose eine gewisse Menge eines leicht oxydablen Körpers entstanden ist, dessen weitere Veränderung erst durch Sauerstoffzutritt ausgelöst wird.

Wenn wirklich die Atmung in dieser Weise aus zwei Prozessen besteht, so scheint die Frage nach ihrer Ursache nicht vereinfacht, sondern eher erschwert zu sein. Das ist indes nicht der Fall. Zahlreiche Studien, die freilich noch vielfach den Charakter des „Vorläufigen" haben, und die sich auch häufig widersprechen, haben doch das eine klar hervortreten lassen, daß bei der Atmung wie bei den früher studierten Stoffwechselprozessen, abgesehen von der Struktur der lebenden Substanz, Enzyme eine Hauptrolle spielen, Stoffwechselprodukte des Protoplasmas, die auf Bildung von Kohlensäure aus organischer Substanz hinarbeiten. Von einer Isolierung und Reingewinnung sind wir hier mindestens ebenso weit entfernt als bei den hydrolysierenden Enzymen. Dennoch ist die Existenz der Atmungsenzyme sichergestellt, und zwar durch die Methoden, die bei den Gärungsenzymen besprochen sind: 1. die Zellen der Pflanze werden zerrieben, so daß möglichst viele von ihnen geöffnet sind, und sodann unter Druck ausgepreßt [73]), 2. die Zellen werden entweder durch Chemikalien, wie Aether oder Azeton [74]), oder durch Kälte [75]) rasch getötet. Bei der ersten Methode erhält man also einen Preßsaft, nach der zweiten geschlossene, aber tote Zellen [76]). In beiden Fällen konnte gezeigt werden, daß Oxydationen auch bei Ausschluß von Mikroorganismen weiter gehen. Aus der reichen Literatur greifen wir die Versuche von Maximow [77]) mit Preßsaft von Aspergillus niger heraus

71) Petraschevsky 1904 Ber. Bot. Ges. **22** 322.
72) 1920 Jahrb. wiss. Bot. **59** 413.
73) Buchner 1903 Die Zymasegärung. München.
74) Albert 1901 Cbl. Bakt. II **7** 473.
75) Palladin 1905 Ber. Bot. Ges. **23** 240.
76) Solche nennt Palladin (1912 Biochem. Zeitschr. **44** 318) „abgetötet", im Gegensatz zu „abgestorbenen", in denen auch die Enzyme vernichtet sind.
77) Maximow 1904 Ber. Bot. Ges. **22** 225; vgl. auch Weevers 1911 Akad. Wet. Amsterdam 206 (oxydierende Enzyme im Spadix von Sauromatum). Weitere Literatur und eigene Untersuchungen über postmortale Oxydation bei Willstätter u. Stoll 1918 zit. S. 178. Die CO_2-Abgabe seitens abgetöteter Blätter zeigt in ihrer Abhängigkeit von der Temperatur, sowie in ihrem allmählichen Absinken bei konstanter Temperatur die „Eigenart enzymatischer Reaktionen". Iraklinow (Anm. 84 auf S. 341) erwähnt die Beobachtung Palladins, daß gefrorene Objekte

Dieser Saft zeigt nach Zuckerzusatz einen Gaswechsel, der durchaus dem Atmungsgaswechsel entspricht, nimmt Sauerstoff auf und gibt Kohlensäure ab. Daß aber diese Atmung auf der Wirkung zweier Enzymkomplexe beruht, von denen der eine auf Spaltung, der andere auf Oxydation der Spaltungsprodukte hinarbeitet, ergibt sich daraus, daß die Kohlensäureabgabe auch bei Ausschluß von Sauerstoff im Wasserstoffstrom fortdauert, ferner daraus, daß das Verhältnis $\frac{CO_2}{O_2}$ bei Sauerstoffgegenwart rasch sinkt. Der letztere Umstand erklärt sich dadurch, daß spaltende Enzyme im Preßsaft rascher unwirksam werden als oxydierende [78]).

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die spaltenden Enzyme identisch mit denen der Zymase sind, oder wenigstens mit den Enzymen, die bei der Alkoholgärung die ersten Zerspaltungen herbeiführen. Tatsächlich ist die weite Verbreitung der Zymase in höheren Pflanzen nachgewiesen [79]), und es wäre sehr unwahrscheinlich, annehmen zu wollen, daß sie erst beim Abtöten der Pflanze oder bei Sauerstoffausschluß sich bilde. Auch Karboxylase ist in vielen höheren Pflanzen und Pilzen nachgewiesen; der Gehalt daran scheint dem Zymasegehalt parallel zu gehen. Zerriebene Erbsensamen produzieren reichlich CO_2 und Acetaldehyd auf Kosten von brenztraubensaurem Na. Andere Ketosäuren, die von Hefe glatt gespalten werden, scheinen der Karboxylase von Samenpflanzen zu widerstehen; man müßte hiernach verschiedene Karboxylasen annehmen (vgl. Literatur zit. S. 343 Anm. 98). Wenn man dann beobachtet [80]), daß in manchen durch Zerkleinerung oder niedere Temperatur abgetöteten und fernerhin steril gehaltenen Samen die normale Atmung sofort aufhört und auch bei Luftzutritt alkoholische Gärung eintritt, so muß man überzeugt sein, daß die ersten Vorgänge bei Atmung und Gärung identische Zwischenprodukte liefern; Gärung ist der „Auftakt" der Atmung.

Erst diese Zwischenprodukte können dann entweder ohne Sauerstoff in Alkohol und Kohlensäure übergeführt oder bei Sauerstoffgegenwart weiter oxydiert werden. Daß auch der letztere Vorgang durch Enzyme vermittelt wird, ergibt sich daraus, daß oxydierende Enzyme in den Pflanzen seit Schoenbein (1845) in großer Zahl nachgewiesen und eifrigst studiert worden sind [81]). Sie dürfen in ihrer Tätigkeit nicht mit dem aktivierten Sauerstoff verglichen werden. Dieser müßte, wenn er in der Zelle vorhanden wäre, alle oxydablen Stoffe angreifen, er könnte nicht den Zucker oxydieren und das Protoplasma und die Zellwand intakt lassen [90]). Die oxydierenden

in der ersten Stunde nach dem Tod mehr CO_2, bilden als lebende. Es dürfte sich dabei um das „Spiel entfesselter Enzyme" handeln. — Von älterer Literatur ist besonders zu nennen: Reinke 1887 Ber. Bot. Ges. **5** 216.

78) Angaben über Schädigung von Proteasen durch oxydierende Agentien in Preßsäften, nicht aber in der lebenden Zelle, macht Palladin zit. in Anm. 76.

79) Stoklasa 1903 zit. bei Kostytschew 1912 Jahrb. wiss. Bot. **50** 158, und 1907 Ber. Bot. Ges. **25** 188, und 1913 **31** 125.

80) Iwanoff 1911 Ber. Bot. Ges. **29** 563 u. 622. Vgl. weiter Palladin u. Kostytschew 1906 Zeitschr. f. physiol. Chemie **48** 214. Kostytschew u. Mitarbeiter 1913 Ber. Bot. Ges. **31** 422 u. 433 (lebende Weizenkeime zeigen bei guter Lüftung nur Sauerstoffatmung, keine Alkoholbildung. Abgestorbene bilden selbst bei bester Durchlüftung Alkohol). Zaleski 1914 ebenda **32** 87. Iwanoff 1914 ebenda **32** 191.

81) Battelli u. Stern 1912 Ergebn. d. Physiol. **12** 120.

Enzyme (Oxydasen)[82]) dagegen haben eine spezifische Wirkung. Ueber diese haben REINKE[83]), später namentlich BACH und CHODAT[84]), Vorstellungen von großem Interesse entwickelt.

Autoxydation. Sie knüpfen an die Oxydation der autoxydabeln Stoffe außerhalb des Organismus an, die sich wahrscheinlich in der Weise vollzieht, daß molekularer Sauerstoff vom autoxydabeln Körper unter Bildung eines Superoxydes aufgenommen wird. Superoxyde aber geben unter Uebergang zum einfachen Oxyd leicht aktiven Sauerstoff ab, der dann seinerseits einen anderen schwer oxydierbaren Stoff oxydieren kann. In der Pflanze soll nun nach BACH und CHODAT ein Enzym, das als Oxygenase bezeichnet wird, die Rolle des Peroxyds spielen. Dieses Peroxyd soll dann durch ein zweites Enzym (Peroxydase)[85]) stimuliert werden, wie H_2O_2 durch Ferrosalze, und so die beschleunigte Verbrennung der zu oxydierenden Kohlehydratderivate bewirken. Der Vorzug dieser Anschauung ist, daß sie an wohlstudierte Vorgänge anorganischer Oxydation anknüpft. Es stehen ihr aber manche Bedenken entgegen, von denen das wichtigste wohl darin besteht, daß Peroxydase zwar eine große Anzahl von aromatischen Substanzen des Pflanzenreiches oxydieren kann, jedoch die gewöhnlichsten Atemmaterialien nicht anzugreifen vermag.

Dehydrierung. Um die weitere Entwicklung dieser Fragen zu schildern, greifen wir am besten zurück auf die wohl zuerst von BACH und BATTELLI[86]) betonte, dann zumal von PALLADIN[87]) in den Vordergrund gerückte These, daß der gesamte Sauerstoff, der in der Atmungskohlensäure erscheint, nicht aus der Luft stammt, sondern aus dem Atmungsmaterial, also „anaeroben" Ursprunges ist. Da nun aber im Atmungsmaterial — Zucker — nur die Hälfte des zur totalen Oxydation des im Zuckermolekül vorhandenen C erforderlichen O_2 darin steckt, muß die andere Hälfte aus einer anderen O_2-Verbindung stammen, und zwar entstammt sie dem Wasser, das somit für die Zwecke der Atmung „assimiliert" werden muß. Diese letztere Tatsache ist uns nicht neu, denn soweit bestimmte Phasen der Atmung sich mit denen der alkoholischen Gärung mehr oder minder genau decken, geht sie z. B. ohne weiteres aus den S. 354 gegebenen Formulierungen NEUBERGS hervor. Aber auch für die rein chemische Betrachtungsweise der Oxydationsvorgänge ist die Tatsache, daß Wasser für Oxydationszwecke Verwendung findet, nicht neu, denn schon die alte TRAUBESche[88]) Oxydationstheorie rechnet mit Wasserspaltung und

82) Der Name stammt von BERTRAND (1894), der auch erkannte, daß es verschiedene Oxydasen gibt; Lakkase und Tyrosinase z. B. sind spezifisch verschieden.

83) 1883 Bot. Ztg. **41** 65 u. 89, und 1883 Zeitschr. f. physiol. Chemie **6** 263.

84) BACH u. CHODAT 1903 Biochem. Cbl. **1** 417; vgl. auch Bot. Cbl. **96** 452; Bot. Ztg. **63** II 141; 1902 Ber. Chem. Ges. **35** 1275, 2466, 3943, und 1903 **36** 600.

85) Der Name stammt von LINOSSIER (1898); Peroxydasewirkung, d. h. Bläuung von Guajaktinktur für den Fall, daß auch H_2O_2 zugegen ist, hatte schon SCHÖNBEIN gesehen. Vgl. auch HANSEN 1895 Mitt. Zool. Stat. Neapel **11** 302. BACH 1916 Fermentforsch. **1** 197 (in Hefe fehlt Peroxydase). SCHMIDT 1917 Jena (Peroxydase in Siebröhren). PALLADIN 1922 Biochem. Zeitschr. **128** 491 (Peroxydase ist an das Protoplasma gekettet). WILLSTÄTTER u. POLLINGER 1923 Ann. der Chemie **430** 269 (Darstellung hochwertiger Peroxydasepräparate durch Fällung und Adsorption).

86) 1903 Compt. rend.; zit. nach PALLADIN 1914 Biochem. Zeitschr. **85** 129.

87) 1912 Zeitschr. f. Gärungsphys. **1** 91; 1914 Biochem. Zeitschr. **60** 171.

88) 1858 Chemie der Fermente. Vgl. auch LÖB 1908 Biochem. Zeitschr. **12** 78. BATTELLI u. STERN 1912 Ergebn. d. Physiol. **12** 121; BACH 1922 Ber. chem. Ges. **55** 3560, dazu WIELAND ebenda.

Anlagerung von OH an die zu oxydierende Substanz. Nach der Anschauung derjenigen Forscher jedoch, als deren Vorkämpfer heute Wieland[89]) zu gelten hat, handelt es sich bei der physiologischen Oxydation nicht, wie Traube wollte, um Wasserspaltung, vielmehr um eine Anlagerung von Wasser an das zu oxydierende Material und darauf folgende, enzymatisch geförderte Wasserstoffabspaltung, Dehydrierung, des Atmungsmaterials. Dieses wird endlich bis zu Kohlensäure dehydriert; der abgespaltene Wasserstoff stürzt sich im aktivierten Zustand auf den molekularen, also nicht aktivierten Sauerstoff[90]) der Luft bzw. der Zellflüssigkeit, und als Endprodukt tritt Wasser auf, dessen Sauerstoff im Gegensatz zu dem der Atmungskohlensäure hiernach aeroben Ursprunges ist. Schema:

$$C_6H_{12}O_6 + 6\,H_2O = 6\,CO_2 + 12\,H_2$$
$$12\,H_2 + 6\,O_2 = 12\,H_2O$$

Falls diese Lehre stimmt, muß solche Dehydrierung auch sauerstofflos vor sich gehen können, wenn an Stelle des molekularen Sauerstoffes ein anderer Wasserstoffakzeptor tritt, z. B. Methylenblau, das zur Leukoverbindung, oder Chinon, das zu Hydrochinon hydriert wird. In der Tat gelang es Wieland[91]) zu zeigen, daß typisches Atmungsmaterial, vor allem Zucker selbst, bei Gegenwart von Methylenblau[92]) oder Chinon und einem geeigneten Katalysator (Palladiumschwarz) ohne freien Sauerstoff auf Kosten des Wassers zu CO_2 dehydriert werden kann.

Was nun die einzelnen Phasen des Zuckerzerfalls bei der Atmung betrifft, so wird er, wie wir schon gesagt haben, zunächst so, wie bei der alkoholischen Gärung, abgebaut werden, d. h. es wird nicht sofort Wasseranlagerung und Dehydrierung einsetzen, sondern es wird sich zunächst ein Dreikohlenstoffkörper aus Zucker bilden, worauf erst die „energiespendende oxydative Dehydrierung" (Wieland) einsetzt. Ob der primäre Zuckerzerfall unter Mitwirkung eines Koferments[93]), wie es nach manchen Forschern für die alkoholische Gärung nötig ist (S. 356), erfolgt, steht dahin; im übrigen aber ist der enzymatische Charakter der Atmung gewahrt: Die Dehydrierungen erfolgen unter dem Einfluß spezifischer Atmungsdehydrasen; vorher dürften ebenso wie bei der alkoholischen Gärung Mutasen wirken, deren

89) 1911—1923 Ber. Chem. Ges. 1922 Ergebn. d. Physiol. **20** 477. Nachtr. Anm.: Vgl. dazu Warburg 1923 Biochem. Zeitschr. **142** 518.

90) Hoppe-Seyler hatte mit dem Eingreifen aktiven Sauerstoffes bei der physiologischen Oxydation gerechnet. Schmiedeberg hatte dagegen geltend gemacht, daß aktivierter Sauerstoff, wenn er in den Geweben zugegen wäre, in diesen auch gelben Phosphor oxydieren müßte, was nicht der Fall ist. Man vgl. über diese Kontroverse vor allem die klare Darstellung Reinkes (1883 Bot. Ztg. **41** 65 u. 89), s. auch Warburg zit. Anm. 110 S. 345. Pfeffer (1889 Abh. Sächs. Akad. Wiss., math.-nat. Kl. 513) machte gegen das Vorkommen von aktivem Sauerstoff in der lebenden Pflanzenzelle geltend, daß Chinolinblau, welches durch solchen Sauerstoff zu einer farblosen Verbindung oxydiert wird, im lebenden, mit Chinolinblau gefärbtem Plasma entfärbt werden müßte, wenn hier aktiver Sauerstoff vorhanden wäre. Tatsächlich aber ist das nicht der Fall, während das mit dem genannten Farbstoff gefärbte Protoplasma sich sofort entfärbt, wenn Wasserstoffsuperoxyd von außen zugeführt wird.

91) 1913 Ber. Chem. Ges. **46** 3327. Noch besser gelingt die sauerstofflose Dehydrierung von Glukonsäure. Vgl. auch Palladin 1914 Biochem. Zeitschr. **65** 129.

92) Da Methylenblau sauerstofffrei ist, kann es nur durch Dehydrierung oxydierend wirken; vielleicht hängt seine Giftwirkung auf die Zelle (S. 39 Anm. 67) damit zusammen, daß es H_2-Akzeptor ist.

93) Im Tierkörper bildet sich aus Zucker zunächst Hexosephosphorsäure, die dann enzymatisch gespalten wird (Embden u. Meyerhof, vgl. Wieland Anm. 89).

Werk es ist, daß ein Aldehydmolekül durch den Sauerstoff des Wassers dehydriert wird (oxydiert)[94]), ein anderes Molekül desselben oder bei gekreuzter Dismutation eines anderen Aldehyds aber als H_2-Akzeptor dient und hydriert wird. — Daß auch das Walten der Karboxylase bei höheren Pflanzen bekannt ist, ist schon erwähnt (S. 363). Schließlich wird der aus dem Atmungsmaterial abgespaltene Wasserstoff mit dem molekularen Luftsauerstoff als H_2-Akzeptor durch ein Enzym vereinigt. — Ob man dies zu den Oxydasen oder, wenn man den Wasserstoff für den aggressiven Partner hält, zu den Hydrasen rechnen will, ist schließlich gleichgültig[95]).

Nun müssen wir aber der Frage, wie sich denn der abgespaltene Wasserstoff mit dem molekularen Sauerstoff vereinigt, noch einige Worte widmen, obwohl allen darüber geäußerten Meinungen die gesicherte Grundlage noch fehlt.

Atmungspigmente. Man nimmt meistens an, daß sich der dem Atmungsmaterial entstammende Wasserstoff nicht direkt mit dem Sauerstoff der Luft vereint, sondern schenkt der längst von REINKE (Anm. 83 u. 90) ausgesprochenen, neuerdings besonders von PALLADIN[87]) verfochtenen Meinung Aufmerksamkeit, daß Zwischenträger vorhanden sind, die den Wasserstoff, indem sie selbst hydriert werden, übernehmen und ihn unter Dehydrierung an den Sauerstoff übergeben, sog. gestufte Dehydrierung WIELANDS (1922 S. 501). Als Wasserstoffzwischenträger gelten nun bestimmte chinoide Farbstoffe, die in den Pflanzen weit verbreitet, aber in der lebenden Zelle darum nicht erkennbar sind, weil sie da in einem sehr zu ihren Ungunsten verschobenen Gleichgewicht mit ihren farblosen Hydrierungsprodukten, den Chromogenen, stehen. Stellt man Preßsäfte aus Kartoffeln usw. her, so verfärben sie sich bekanntlich unter dem Einfluß des in sie hineindiffundierenden Sauerstoffes, und die Farbe geht von rot über purpurn in dunkelbraun über, welche Verfärbung durch alkalische Reaktion beschleunigt wird. Die Verfärbung ist enzymatisch bedingt, denn kocht man die verfärbten Säfte auf, so kann man sie nachher zwar durch Zn wieder entfärben, aber die Bräunung tritt unter dem Einfluß des Luftsauerstoffes nunmehr nicht wieder ein, es sei denn daß man Peroxydase und Hydroperoxyd hinzufügt (Anm. 85). Im übrigen sind die Pigmente bzw. Chromogene kaum bekannte Körper, ja man wird bei kritischer Betrachtungsweise die Frage noch offen lassen müssen, ob sie wirklich in der lebenden Zelle schon als solche vorhanden sind und funktionieren, oder ob sie erst bei der Herstellung des Preßsaftes entstehende Kunstprodukte sind (PFEFFER). Nur so viel ist bekannt, daß die Chromogene zyklische Verbindungen mit mehr als einem OH oder NH_2 in ortho- oder para-Stellung am Ring sind, Polyphenole, die vielleicht vom Brenzkatechin derivieren[96]).

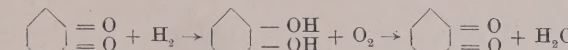
Auf diese Pigmente soll sich nun unter dem beschleunigenden Einfluß von Atmungsdehydrasen der aus dem Atmungsmaterial abgespaltene Wasserstoff abladen; sie gehen dadurch in Chromogen über, das seinerseits unter dem Einfluß von Polyphenoloxydasen (-dehydrasen) durch den molekularen Sauerstoff der Luft wieder zu Pigment dehydriert wird, worauf das Spiel von neuem beginnt.

94) Deshalb kann man Mutasen auch als Dehydrasen mit dem spezifischen Wasserstoffakzeptor Aldehyd bezeichnen. Desgleichen könnte man sogar Dehydrasen inkl. Mutasen als Oxydasen bezeichnen, wird aber wohl vorziehen, diesen Terminus auf solche Fälle zu beschränken, in denen freier O_2 beteiligt ist (WIELAND 1914 Ber. Chem. Ges. **2** 2085).

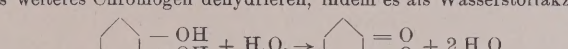
95) Eine Wasserstoffverschiebung, bei welcher der Akzeptor eine sinnfällige Veränderung eingeht, etwa ein Farbstoff zum Leukokörper wird, bezeichnet man herkömmlicherweise als Reduktion, anderenfalls aber, wenn z. B. Sauerstoff als Akzeptor des Wasserstoffes dient, unter Bezugnahme auf den dehydrierten Körper meist als Oxydation. Das in der Literatur so häufig genannte SCHARDINGERsche Enzym der Milch, das die Entfärbung des Methylenblaus durch Formaldehyd beschleunigt, kann man als Oxydase bezeichnen, weil Säure aus dem Aldehyd durch seine Wirkung entsteht, oder als Reduktase, weil das Methylenblau dabei entfärbt wird. (Vgl. MEDWEDEW 1900 PFLÜGERS Archiv **81** 540; BREDIG 1910 Zeitschr. f. physik. Chemie **70** 34 u. **72** 641.)

96) Früher hielt man all solche Pigmente fälschlich für Oxydationsstufen des Tyrosins. (SCHULZE zit. Anm. 76 S. 339; vgl. auch HAEHN 1919 Biochem. Zeitschr. **100** (Melanin der Kartoffel). OPARIN 1921 ebenda **124** 90 (Enzymatische Oxydation der Chlorogensäure zu einem grünen Pigment).

Hierdurch erklärt sich auch der sehr beschränkte Wirkungsbereich der Polyphenoloxydasen, die lediglich zyklische Verbindungen dehydrieren können. Man kann somit schreiben:

1) 

Wie das Schema zeigt, entsteht hierbei als Oxydationsprodukt nicht Wasser selbst, sondern seine erste Hydrierungsstufe, Wasserstoffsuperoxyd. Dies kann seinerseits weiteres Chromogen dehydrieren, indem es als Wasserstoffakzeptor dient:

2) 

Beschleunigt wird diese wasserliefernde Endreaktion durch die uns schon bekannte Peroxydase (S. 364).

Nun weiß der Chemiker, daß Wasserstoffsuperoxyd auch durch intermolekulare Selbsthydrierung[97]):

$$\begin{matrix}OH\\OH\end{matrix} + \begin{matrix}OH\\OH\end{matrix} \rightarrow O_2 + 2\,H_2O$$

unter dem Einfluß bestimmter Katalysatoren (Pt-schwarz usw.) Sauerstoff und Wasser bilden kann, und es ist für den Physiologen von Bedeutung, daß das, was hier das Pt leistet, auch durch ein in den Zellen weit verbreitetes Enzym, die Katalase[98]), bewirkt wird. Die Wirkungsweise auch dieses Enzyms hat schon Schönbein erkannt, aber erst Loew sprach ihm die Aufgabe zu, das im Stoffwechsel entstehende Wasserstoffsuperoxyd zu zerstören, einmal um seine auf der dehydrierenden Wirkung beruhende Giftigkeit für die Zellen zu eliminieren, sodann um seinen Energieinhalt zu verwerten. Diesen Gedanken nimmt Wieland auf, um ihn in folgende moderne Form zu kleiden: Die Dehydrasen der Atmung sind, wie es das obige Schema 1) für die Polyphenoloxydasen zeigt, nur bis zur Halbsättigung auf den Akzeptor Sauerstoff eingestellt, d. h. es bildet sich nicht H_2O, sondern H_2O_2. Soweit das H_2O_2 nicht durch Peroxydasen, wobei es selbst H_2-Akzeptor ist, entfernt wird (Schema 2), verfällt es der Katalase und dehydriert sich selbst zu Wasser, wobei außerdem noch molekularer Sauerstoff entsteht und wieder für Atmungszwecke verfügbar wird.

Battelli und Stern diskutieren die Möglichkeit, daß Peroxydase und Katalase ihre zum selben Endziel — Entfernung des H_2O_2 aus der Zelle — führende Tätigkeit vielleicht an verschiedenen Stellen der einzelnen Zelle oder in verschiedenen Zellen, jedenfalls räumlich getrennt, ausüben. — Ueber die Beeinflussung der Katalasewirkung durch Blausäure vgl. die bei Wieland (Anm. 89) zitierte Literatur. — Dazu auch die Ausführungen Warburgs Anm. 89.

Die eben entwickelten hypothetischen Anschauungen haben das für sich, daß sie die weite Verbreitung der Katalase, die überall in den Zellen aerober Wesen gefunden wird, erklären. Bei Anaerobiern wird sie vermißt. Dabei darf aber nicht vergessen werden, daß Pfeffer aus seinen eingehenden Chinolinblauversuchen, die in Anm. 90 gestreift worden sind, schließt, daß in keinem Augenblick auch nur sehr kleine Mengen von Wasserstoffsuperoxyd in der lebenden Zelle entstehen, und mit dieser Anschauung des großen Physiologen, daß man auch mit transitorischer Bildung von Wasserstoffsuperoxyd beim Atmungsprozeß nicht rechnen dürfe, werden sich weitere Experimentalstudien über diese Fragen in erster Linie noch auseinanderzusetzen haben.

Protoplasmazerfall und Regeneration. Allen besprochenen Anschauungen ist gemeinsam die Uebertragung der Atemfunktion an Enzyme; das Protoplasma spielt nur insofern eine Rolle, als es diese erzeugt und lenkt. Früher hat man nicht selten dem Protoplasma eine andere und wichtigere Rolle zugeschrieben. Nach einer von Pflüger ausgesprochenen, auf botanischem Gebiete besonders von Detmer[99]) ver-

97) Wieland 1921 Ber. Chem. Ges. **54** 2353.

98) Loew 1901 U. S. Dep. of agric. Rep. No. 68. Battelli u. Stern 1910 Ergebn. d. Physiol. **10** 531. Bach u. Chodat 1902 Ber. Chem. Ges. **35** 1275. Wäntig u. Gierisch 1916 Fermentforschung **1** 165 (Chemische Zusammensetzung der Katalase). Becking u. Hampton 1920 Am. Journ. Bot. **7** 261 (Kinetik). Gerretsen 1921 Cbl. Bakt. II **52** 353 (Katalase bei Bakterien). Sammartino 1921 Biochem. Zeitschr. **126** 179. Lakon 1922 Ber. Bot. Ges. **40** 17 (Katalase in Helodea). Appleman 1916 Amer. Journ. Bot. **3** 223.

99) Detmer 1883 Lehrb. d. Pflanzenphysiologie. Breslau.

teidigten Ansicht sollte das Protoplasma selbst in einem ständigen oxydativen Zerfall begriffen sein und fortgesetzt wieder regeneriert werden. Das Verschwinden von Zucker bei der Atmung erklärte sich dann nicht durch dessen direkte Oxydation, sondern durch seine Verwendung beim Wiederaufbau des oxydierten Plasmas. Diese Anschauung war nie bewiesen; sie bedarf also keiner ausdrücklichen Widerlegung. Wir wollen nur bemerken, daß namentlich die in Kap. 17 zu besprechenden Erscheinungen, die Veratmung anorganischer Stoffe, als Einwand gegen die PFLÜGERsche Ansicht dienen können.

Die Alkoholgärung, also die Bildung von Aethylalkohol, ist nicht auf die Hefe beschränkt, findet sich vielmehr, wie wir gesehen haben, unter bestimmten Bedingungen auch bei Pilzen und bei höher stehenden Pflanzen. Auch einige Bakterien [100]) bilden Aethylalkohol, doch findet er sich hier in geringerer Menge neben anderen Gärprodukten, namentlich Essigsäure, Ameisensäure, Bernsteinsäure, Buttersäure, Milchsäure etc. Auch sind diese Organismen bei der Gärtätigkeit nicht so auf die Zuckerarten angewiesen wie die Hefe; viele vergären z. B. auch Glyzerin oder Mannit.

Von besonderem Interesse ist die **Entstehung höherer Alkohole** in Bakteriengärungen. Die Bildung von Fuselölen bei der Branntweinbereitung, die man früher auf die Tätigkeit von Bakterien zurückführen zu dürfen glaubte, beruht — wie oben besprochen — auf der Vergärung von Aminosäuren durch Hefe. Daraus folgt aber nicht, daß nicht anderwärts Bakterien an der Bildung höherer Alkohole weitgehend beteiligt sein könnten. So ist durch BEIJERINCK [101]) ein Bakterium, das Propyl- und Butyl-Alkohol produziert, studiert, und dies bildet in mancher Beziehung ein interessantes Gegenstück zur Hefe. Dieser Bacillus butylicus (Fig. 47) bildet Stäbchen von ziemlich bedeutender Größe; sie enthalten ein mit Jod sich blau färbendes Kohlehydrat, das sog. Iogen, und bilden schließlich unter mehr oder weniger spindelförmiger Anschwellung Endsporen. Es kommt an den Früchten gewisser Gerstensorten vor, und dementsprechend findet es sich auch in den aus ihnen hergestellten Mehlen. Wird ein solches durch kurzes Aufkochen verkleistert, so keimen bald darauf die Sporen, welche einer so hohen Temperatur für einige Minuten Widerstand leisten, und es tritt lebhafte Vermehrung des Organismus ein. Dabei wird die Stärke durch ein diastatisches Enzym in Maltose umgewandelt und letztere teils zum Aufbau des Organismus verwendet, teils vergoren. Die Gärung verläuft unter Entwicklung von Wasserstoff und Kohlensäure; außerdem wird Propyl- und Butylalkohol gebildet. Die Ausbeute an diesen Produkten beträgt indes nur 1—3 Proz. der verwendeten Mehlmenge.

Fig. 47. Bacillus butylicus. Nach BEIJERINCK. Vergr. ca. 900.

Anaerobiose. Bacillus butylicus unterscheidet sich nun aber — abgesehen von seinem spezifischen zymatischen Vermögen — noch in einem sehr wesentlichen Punkte von der Hefe, nämlich in seinen Ansprüchen an Sauerstoff; er ist streng anaerobiontisch. Will man eine Butylgärung erhalten, so muß man für eine gründliche Entfernung

100) LAFAR Mykologie **4** 390. MENDEL 1909 Cbl. Bakt. II **29** 290.

101) BEIJERINCK 1894 Arch. néerland. **29** 1; 1899 Arch. néerl. (2) **2** (1900 Cbl. Bakt. II **6** 341). WEHMER 1919 Cbl. Bakt. II **49** 145 (Propylalkoholbildung durch Aspergillus).

des Sauerstoffes aus dem Nährsubstrat sorgen, denn bei Verwendung von Bierwürze als Kulturmedium erweisen sich schon kleine Sauerstoffmengen als schädlich. Durch Auspumpen und Durchleiten von Wasserstoff bewirkte Beijerinck eine weitgehende Sauerstoffentfernung, den Rest ließ er durch leicht oxydable Körper (Natriumhydrosulfid) wegnehmen. Bei völliger Abwesenheit freien Sauerstoffes trat dann ein unbeschränktes Wachstum des Bakteriums und zugleich lebhafte Gärung ein. Aber auch bei Gegenwart von ganz minimalen Sauerstoffspuren begann die Entwicklung des Organismus, der dann in seiner Gestalt etwas von der streng anaeroben Form abwich und keine Sporen bildete. Auf die wichtige Frage nun, ob wir es hier tatsächlich mit einem lebenden Wesen zu tun haben, das ganz ohne Sauerstoff gedeiht, antwortet Beijerinck[101]) mit Nein, obwohl er im sauerstofffreien Raum nacheinander 7 Kulturen erzielen konnte, obwohl also eine Vermehrung von 1 auf viele Millionen, nicht wie bei der Hefe nur von 1 auf 20 oder 30 stattfand. Zu dieser Anschauung führte ihn vor allem das Verhalten des Bakteriums unter Deckglas. Viele bewegliche Bakterien suchen sich die ihnen am meisten zusagenden Sauerstoffkonzentrationen auf, und sammeln sich dort an; bringt man sie auf einen Objektträger und bedeckt sie mit einem Deckglas, so findet nur ein sehr beschränkter Sauerstoffzutritt zu ihnen statt, und die Menge gelösten Sauerstoffes nimmt vom Rande des Deckglases nach innen schnell ab. Echte Aerobionten sammeln sich dementsprechend in der Peripherie, echte Anaerobionten dagegen im Zentrum; Bacillus butylicus aber begibt sich in eine gewisse Entfernung vom Rand, wo eine bestimmte niedrige, aber nicht die minimale Sauerstoffspannung herrscht. Auch gedeiht der Organismus auf anderem Nährsubstrat, z. B. in 1 Proz. Pepton mit $^1/_2$ Proz. Stärkekleister, ebenfalls unter Gärung nur bei leichtem Luftzutritt, und nur in der Bierwürze kann er viele Generationen hintereinander ohne freien Sauerstoff erzeugen. Beijerinck nimmt deshalb in der Bierwürze eine irgendwie gebundene und dem Bacillus zugängliche Sauerstoffreserve an und ist der Meinung, daß alle, auch die sog. obligaten Anaeroben, kleine Mengen Sauerstoff gebrauchen, so daß es demnach überhaupt keine Organismen gäbe, die ihn ganz entbehren können.

Doch die Beijerincksche Auffassung scheint nicht haltbar zu sein. Die zuverlässigsten Studien über Buttersäurebakterien sprechen gegen sie. Winogradsky[102]) hat aus dem Boden ein Bakterium isoliert, das den Namen Clostridium Pasteurianum erhalten hat, und das uns noch späterhin interessieren wird, weil es den freien Stickstoff der Luft zu assimilieren vermag. Morphologisch stimmt es in mehrfacher Hinsicht mit Beijerincks Bacillus butylicus überein; andererseits zeigt es aber bestimmte Differenzen gegen diese Form, die uns indes hier nicht interessieren. Wichtiger ist die physiologische Leistung dieses Organismus. Bei passender Mineral- und Stickstoffnahrung vergärt er viele Kohlehydrate zu Essigsäure und Buttersäure, Kohlensäure und Wasserstoff; und zwar wird etwa die Hälfte des Zuckers in die genannten organischen Säuren, die andere Hälfte in die Gase verwandelt. Dieser ganze Gärungsprozeß vollzog sich

102) Winogradsky 1895 Arch. sc. biolog. Pétersbourg **3**; 1902 Cbl. Bakt. II 9 43.

aber bei einem Versuch Winogradskys[103]) in 20 aufeinanderfolgenden Generationen unter völligem Ausschluß von Sauerstoff. Nach späteren Angaben können solche Bakterien auch bei O_2-Gegenwart zum Wachsen gebracht werden[104]), doch ist andererseits auch mit größter Sicherheit festgestellt, daß es Anaerobe gibt, die ihren ganzen Lebenszyklus andauernd ohne Spur von Sauerstoff vollenden können[105]).

Buttersäurebakterien sind noch vielfach studiert worden. Sie unterscheiden sich aber von Clostridium Pasteurianum physiologisch — abgesehen von der fehlenden oder nicht nachgewiesenen Assimilation freien Stickstoffes — durch die Ausnützung zahlreicherer Gärmaterialien (außer Zucker auch Zuckeralkohole, Polysaccharide etc.) und durch andere Gärprodukte[106]). Eine in chemischer Hinsicht interessante Studie über solche Spaltpilze verdankt man Neuberg[107]): Ueber die Umwandlung des Zuckers in Buttersäure — Abbau mit nachfolgender Kernsynthese — haben wir früher schon gesprochen, da sie zum Verständnis der Umwandlung von Kohlehydraten in Fett in der Pflanze beiträgt (S. 295); an dem Gasbranderreger, der ebenfalls zu dieser Bakteriengruppe gehört, kann man, wie bei Hefe, mittels Sulfites Acetaldehyd abfangen und als Zuckerabbauprodukt festlegen; ebenso bei Bacillus butylicus Fitzianus (Fitz 1876); bei diesem entsteht dann unter Umständen gar kein Butylalkohol noch Buttersäure, statt deren Acetaldehyd und als dessen Dismutationsprodukte Essigsäure und Aethylalkohol. Viele von diesen Formen sind ebenso streng anaerob wie Clostridium Pasteurianum, und für zwei derselben ist das Verhalten zum Sauerstoff durch Chudiakow[108]) genauer studiert worden. Die vegetativen Zustände dieser Arten werden durch kurzen Aufenthalt an gewöhnlicher Luft schon geschädigt, durch längeren sogar getötet, und selbst ihre Sporen sind auf die Dauer gegen die Wirkung des Sauerstoffes nicht resistent[109]). Geringe Konzentrationen von Sauerstoff werden aber ohne Schaden ertragen.

So sind also zweifellose strenge Anaerobionten bekannt, die zwar durch kleine Spuren von Sauerstoff noch nicht geschädigt werden, ihn sogar, wenn er in unschädlicher Konzentration geboten wird, lebhaft absorbieren[108]), die aber auch ohne solche leben können. Ein Leben ohne freien Sauerstoff ist indes nur dann möglich, wenn ein geeigneter Stoff, der vergoren werden kann, zu Gebote steht. Andernfalls geht ein solcher Organismus unter allen Umständen zugrunde. Wenn nun die Gärung Ersatz für die Atmung bietet, so liegt es nahe, zu vermuten, der Organismus gewinne auch bei der Gärung Sauerstoff — freilich nicht den elementaren, sondern gebundenen, der einer

103) Winogradsky 1895 zit. in Anm. 102 S. 369.
104) H. Pringsheim 1908 Cbl. Bakt. II 21 673.
105) A. Meyer 1909 Cbl. Bakt. (I. Abt. Orig.) 49 305.
106) Ob wirklich, wie Bredemann ausführt, alle diese Bakterien identisch sind, sei dahingestellt. Bredemann 1909 Cbl. Bakt. II 22 44.
107) Neuberg u. Arinstein 1921 Biochem. Zeitschr. 117 269. Hier auch Angaben über bakteriologische Buttersäurebildung aus Aminoglutarsäure durch Ammoniak- und Kohlensäureabspaltung. Vgl. Speakman 1920 Journ. of biol. chem. 41 319.
108) Chudiakow 1896 Zur Lehre von der Anaerobiose. Ref. von Rothert Cbl. Bakt. II 4 389.
109) Genauere Angaben über die Resistenz der anaeroben Bakterien gegen O_2 im vegetativen Zustand und in Sporenform bringt F. Bachmann 1913 Cbl. Bakt. II 36 1.

Verbindung entzogen wird. In der Tat wissen wir, daß bei allen Gärungen Reduktionen und korrelativ damit Oxydationen (Dehydrierungen) auftreten. Ganz allgemein wird der nur wenig fest gebundene Sauerstoff aus dem Oxyhämoglobin von gärenden Organismen aufgenommen; das Oxyhämoglobin wird, wie wir schon bei der Alkoholgärung sahen (S. 360), zu Hämoglobin reduziert. Bekannt ist ferner die Reduktion von Indigkarmin und Methylenblau zu den farblosen Leukoprodukten. Gärende Flüssigkeiten, die mit einem solchen Farbstoff versetzt sind, entfärben sich, wenn sie vom Sauerstoff abgeschlossen sind, und werden nach Schütteln mit Luft wieder blau. Viele Gärungserreger haben aber auch die Fähigkeit, schwer zugänglichen Sauerstoff an sich zu reißen; so werden in der Natur die Nitrate und die Sulfate reduziert. Auf beide Prozesse müssen wir eingehen, weil sie für den Kreislauf des Lebens auf der Erde von Wichtigkeit sind.

Die **Sulfatreduktion** findet sich in der Natur in besonders auffallender Weise im Schlamm der Süßwässer und des Meeres [110]). Microspira desulfuricans und eine nahe verwandte Form, die an diesen Orten leben, bilden aus den Sulfaten Schwefelwasserstoff, der in einem Versuch Deldens in der enormen Menge von 0,952 g auf 1 Liter Kulturflüssigkeit auftrat. Der hierbei gewonnene Sauerstoff wird zu oxydativen Zwecken verwertet. Außer Sulfaten werden von gewissen Bakterien Thiosulfate reduziert, und auch die Hefe bildet aus Thiosulfaten, Sulfiten und Schwefel Schwefelwasserstoff (vgl. S. 354 Anm. 27).

Man sollte nun glauben, diese Reduktionen seien die Folge des bei den Gärungen entstehenden Wasserstoffes. In statu nascendi könnte dieser die Reduktion der Sulfate ausführen, ebenso wie er die oben besprochenen leicht reduzierbaren Stoffe reduziert. Nun ist aber die Schwierigkeit vorhanden, daß Bakterien, die reichlich H_2 bilden und die auch Indigkarmin entfärben, Sulfate nicht reduzieren. Auch vermögen manche Bakterien, die H_2S aus Sulfaten bilden, die leichter reduzierbaren Nitrate nicht zu reduzieren. Alle diese Tatsachen haben zur Ansicht geführt, daß wir es hier mit spezifischen reduzierenden Agentien der lebenden Zellen zu tun haben [111]). Daß das enzymartige Stoffe sein dürften, dafür sprechen gewisse Beobachtungen von Hahn [112]), nach denen auch die getöteten Zellen noch die gleichen Reduktionswirkungen aufwiesen, wie die lebenden. Die Versuche wurden mit Hefepreßsaft, Dauertrockenhefe und mit getöteten Bakterien ausgeführt.

Denitrifikation. So wie durch die Reduktion der Sulfate der Schwefel in eine Bindung gerät, in der er für die meisten Pflanzen nicht als Nährstoff verwertbar ist, so werden auch Nitrate unter der intermediären Bildung von Nitriten in Ammoniak umgewandelt, oder sie können zu freiem Stickstoff reduziert werden, oder endlich es kann sich Stickoxyd und Stickoxydul aus ihnen bilden [113]). Besonders verbreitet ist Ammoniakbildung bei den Mikroorganismen. Da das Ammoniak im Boden leicht absorbiert wird, ist mit seiner

110) van Delden 1903 Cbl. Bakt. II **11** 81. Sawjalow 1913 ebenda **39** 440.
111) Omelianski 1904 in Lafar Mykologie **3** 217.
112) In Buchner 1903 Die Zymasegärung. München.
113) Vgl. Jensen in Lafar Mykologie **3** 182. Iterson 1904 Cbl. Bakt. II **12** 106. Lebedeff 1911 Ber. Bot. Ges. **29** 327.

Entstehung kein Stickstoffverlust für den Landwirt verbunden; anders ist das, wenn freier Stickstoff gebildet wird. Dieser Vorgang, die „Denitrifikation" im engeren Sinne, ist gleichfalls sehr verbreitet. Jensen [114]) hat einige Bakterien beobachtet, die nur bei Sauerstoffmangel Stickstoff abspalten und die nur bei Salpetergegenwart anaerob leben können. Es ist klar, daß sie aus dem Salpeter Sauerstoff gewinnen, und diese Ansicht läßt sich auch durch eine Beobachtung Maassens [115]) stützen, wonach sauerstoffreiche Körper, wie z. B. Chlorate, die Salpeterzersetzung hemmen. Vermutlich treten dann diese Chlorate an Stelle der Nitrate, und es wird ihnen der Sauerstoff entzogen, so daß sie gewissermaßen die Nitrate schützen. Nun ist aber von verschiedenen Forschern konstatiert worden, daß Denitrifikation auch bei Sauerstoffzufuhr möglich ist, und diese Tatsache scheint zunächst der eben entwickelten Auffassung des Vorganges nicht günstig zu sein. Wenn wir uns aber daran erinnern, daß die Hefe auch bei guter Sauerstoffzufuhr die Alkoholbildung nicht aufgibt, so werden wir wohl die Möglichkeit zugeben, daß es Bakterien geben kann, die den Sauerstoff selbst dann aus gewissen N-Verbindungen abspalten, wenn er ihnen in freiem Zustande zur Verfügung steht. Aus den Untersuchungen von Maassen geht auch schon hervor, daß gewisse Bakterien spezifische Denitrifikationsbakterien sind, d. h. stets denitrifizieren, während andere nur unter bestimmten äußeren Umständen eine solche Tätigkeit entfalten; die Zahl der ersteren ist offenbar eine beschränkte, während die Befähigung zur gelegentlichen Denitrifikation eine weit verbreitete zu sein scheint. — Die Ursache der Nitratreduktion dürfte wie die der Sulfatreduktion in Enzymen zu suchen sein [116]).

Nach Beijerinck [117]) sollen nur wenig Bakterien freien Stickstoff allein produzieren. In der Regel tritt in überwiegender Menge Stickoxydul auf. Da aber dieses Gas von anderen Formen unter Konsum des Sauerstoffes in freien N übergeführt werden kann, so tritt letzterer häufig allein in den Kulturen auf.

In der weiteren Aufzählung von Gärungserscheinungen müssen wir uns jetzt sehr beschränken. Wir untersuchen, wie die Produkte des Tier- und Pflanzenreiches durch die Gärtätigkeit niederer Organismen in einfache Körper übergeführt werden, die dann wieder höheren Pflanzen zur Ernährung dienen können. Wegen aller Einzelheiten sei auf Lafars Mykologie verwiesen.

Essigsäuregärung. Beginnen wir mit dem Alkohol, der bei Gärtätigkeit der Hefe entsteht, so tritt er nicht nur in der Brauerei, Weinbereitung und Brennerei, sondern auch in der Natur überall, wo zuckerhaltige Säfte vorkommen, auf. So stellen sich auf der Ober-

114) Jensen 1898—99 Cbl. Bakt. II 4 401; 5 716. — Auf die ungeheuere Literatur, welche die Denitrifikation vom Standpunkt des praktischen Landwirtes betrachtet, kann nur verwiesen werden.

115) Maassen 1901 Arb. Kais. Ges.-Amt 18 1. Ueber denitrifizierende Schwefelbakterien vgl. das Kap. 17.

116) Sulfatreduktion wie Denitrifikation sind an die Zufuhr einer geeigneten C-Quelle gebunden, worüber die Literatur zu vergleichen ist. — Ueber das Verhältnis: verbrauchte C-Quelle : gespaltenes Nitrat $\left(\frac{C}{N}\right)$, das mit der Menge der gebotenen C-Quelle steigt, unterrichtet Caron 1912 Cbl. Bakt. II 33 62.

117) Beijerinck 1910 Cbl. Bakt. II 25 30.

fläche von Früchten oder in den durch Blutungsdruck aus den Pflanzen austretenden Säften stets Hefen oder andere Pilze ein, die eine Alkoholgärung bewirken. Von den dabei entstehenden Hauptprodukten ist das eine, die Kohlensäure, ein vollkommen oxydierter Körper, zu dessen weiterer Verwendung in der Pflanze ein Energieaufwand nötig ist, und der demnach nicht imstande ist, irgendeinem Organismus als Material zur Erhaltung des Betriebsstoffwechsels zu dienen; das andere Produkt aber, der Alkohol, ist relativ sauerstoffärmer als Zucker, und kann dementsprechend bestimmten Organismen als Betriebsmaterial dienen [118]). Es ist bei früherer Gelegenheit erwähnt worden, daß er vielen Pilzen als gute C-Quelle dienen kann, und man wird vermuten, daß diese ihn nicht nur zum Aufbau ihres Körpers verwenden, sondern auch veratmen. In auffallender Weise tun das die Essigbakterien [119]), die ihn zu Essigsäure oxydieren. Nach Wieland [120]) ist diese „Oxydation" als Dehydrierung aufzufassen:

$$CH_3CH_2OH + H_2O \rightarrow CH_3COOH + 2\,H_2$$
$$H_2 + O_2 \rightarrow H_2O_2 + H_2 \rightarrow 2\,H_2O$$

Diese Dehydrierung kann auch ohne freien O_2 durchgeführt werden, wenn ein anderer Wasserstoffakzeptor zur Verfügung steht; sie kann ferner sowohl bei Verwendung von lebenden Bakterien (Bact. aceti) als auch von Enzympräparaten [121]), die aus jenen gewonnen werden, erzielt werden. Zwischenprodukt ist dabei Acetaldehyd, der ebenfalls enzymatisch zu Essigsäure dehydriert werden kann; letzteres gilt auch für Methylalkohol und Formaldehyd.

Bei der Essiggärung ist also reichlicher Sauerstoffzufluß unentbehrlich; dabei soll Kohlensäure zunächst wenigstens nicht auftreten; es findet gar keine typische Atmung statt. Erst wenn der Alkohol aufgezehrt ist, wird die gebildete Essigsäure weiter zu Kohlensäure verarbeitet (ob von allen Essigbakterien?). Zurzeit kann man nicht mit Sicherheit sagen, ob es sich bei der Essigsäuregärung in erster Linie um eine Ansäuerung des Substrates [122]) handelt, die Konkurrenten ausschließt, oder nur um die Ausnutzung der chemischen Energie des Alkohols. Das letztere ist unwahrscheinlich, weil dann das Stehenbleiben bei der Essigsäure unerklärlich wäre; für die erstere Möglichkeit läßt sich der Umstand anführen, daß die Essigbakterien gegen die Essigsäure resistenter sind als andere Organismen.

Die Essigbakterien sind übrigens gar nicht so ausschließlich an die Gegenwart von Alkohol gebunden, sie können auch mit verschiedenen anderen Substanzen auskommen, die sie dehydrieren; so verwandeln sie höhere Alkohole in die entsprechenden Fettsäuren, z. B. Propylalkohol in Propionsäure, Butylalkohol in Buttersäure; einige von ihnen oxydieren ferner Glukose zu Glukonsäure, Mannit zu Lävulose, Sorbit zu Sorbose. Außerdem ist aber für viele Essigbakterien die Bildung von Oxalsäure aus Zucker und anderen Ver-

118) Höhere Pflanzen können Alkohol nicht verarbeiten.

119) Vgl. Hoyer 1898 Ref. in Kochs Jahresbericht **9** 242. Henneberg 1898 Kochs Jahresbericht **9** 249 u. 251. Waterman 1913 Cbl. Bakt. II **38** 451.

120) 1914 Ber. Chem. Ges. **47** 2085.

121) Buchner u. Meisenheimer 1903 Ber. Chem. Ges. **36** 634. Buchner 1907 Cbl. Bakt. II **18** 512.

122) Ueber die Säuerungskurve vgl. auch Janke 1916 Cbl. Bakt. II **45** 1 u. 534.

bindungen — jedoch kaum aus Alkoholen — bekannt geworden[123]). Der Zucker ist übrigens eine gute C-Quelle und kann mit einer beliebigen N-Quelle zum Wachstum ausgenutzt werden, und dieses kann sich, wenn ein passender Gärstoff fehlt, auch ohne Gärung vollziehen; auch gelang Wieland[120]) die sauerstofflose Dehydrierung des Zuckers bzw. seiner Spaltungsprodukte durch die Enzyme der Essigbakterien unter Verwendung von Methylenblau als H_2-Akzeptor, wobei Kohlensäure auftrat. Manche Säuren, z. B. die Essigsäure, dienen gleichfalls als Nährstoff, während der Alkohol nur als Gärstoff in Betracht kommt.

Wenn die Essigbakterien nicht selbst die Essigsäure weiter verbrennen, so sorgt dafür in der Natur ein weitverbreiteter, unter dem Namen Mycoderma[124]) bekannter Organismus, und es wird somit durch aufeinanderfolgende Tätigkeit der Hefe, der Essigbakterien, des Mycoderma schließlich der Zucker zu denselben Endprodukten übergeführt, die bei normaler Veratmung in einer beliebigen Pflanze aus ihm entstehen.

Die geschilderten Zersetzungen sind nicht die einzigen, denen der Zucker und verwandte Kohlehydrate unter dem Einfluß von Mikroben in der Natur ausgesetzt sind. Sehr häufig ist z. B. die **Entstehung von Milchsäure**[125]) oder von Fettsäuren. Bakterien, die Milchsäure nebenbei produzieren, sind zu Dutzenden beschrieben, aber nur einige bilden diese Säure in solchem Maße, daß man von Milchsäuregärung reden kann. Dabei wird die Glukose entweder, wie beim Bacillus lactis acidi, in 2 Mol. Rechtsmilchsäure, oder wie beim Bac. acidificans longissimus, in 2 Mol. Linksmilchsäure zerspalten[126]). Die Formel $C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2\ C_3H_6O_3 + 15$ Kal.[127]) sagt uns, daß bei dieser Spaltung Energie gewonnen werden kann. Ob dieser sehr geringe Gewinn oder die Ausschließung der Konkurrenten die Hauptsache ist, läßt sich nicht beurteilen.

Von Fettsäuren, die aus Zucker durch Gärungsorganismen entstehen, haben wir schon die Essigsäure und Buttersäure genannt (S. 368). Daß daneben bei manchen sog. Buttersäuregärungen auch Ameisensäure auftritt, und daß andererseits auch andere Fettsäuren, wie Propionsäure, Palmitinsäure gelegentlich angegeben werden, ist auch schon kurz erwähnt. Wahrscheinlich wird die Zahl solcher Säuren beträchtlich zunehmen, wenn man mehr auf sie achtet[128]).

123) Banning 1902 Cbl. Bakt. II 8 395. Waterman 1913 Cbl. Bakt. II 38 451.

124) Ueber den abbauenden Stoffwechsel von Mycoderma (Acetaldehydstufe) s. Neuberg u. Cohn Anm. 61 S. 359.

125) Entstehung von Milchsäure aus Abbauprodukten von Zucker s. Neuberg u. Dakin Biochem. Zeitschr., ferner Neuberg u. Arinstein zit. S. 295 Anm. 69.

126) Vgl. u. a. Rahn 1912 Cbl. Bakt. II 32 193 u. 375.

127) Kruse Mikrobiologie S. 686. Rubner 1906 Arch. f. Hyg. 57 252. Rubner berechnet, daß in Kulturen von Milchsäurebakterien nur etwa halb soviel Wärme der Zerlegung des Zuckers in Milchsäure entstammt, als man kalorimetrisch findet. Es müssen von diesen Organismen also noch andere energiespendende Prozesse unterhalten werden. (Vgl. damit die Verhältnisse bei der alkoholischen Gärung, S. 352.)

128) Von Interesse ist, daß auch tierische Anaerobionten, Eingeweidewürmer aus der Gattung Ascaris, nach Weinland Valeriansäure und Kapronsäure produzieren. Weinland 1901 Zeitschr. f. Biolog. 24 55. Vgl. auch Weinland 1904 Zeitschr. f. Biolog. 27 113.

Zellulosevergärung. Es wurde gleichfalls oben schon erwähnt, daß manche Buttersäurebildner auch Polysaccharide, wie Stärke und Zellulose, angreifen. Da Zellulose ein Hauptabfallprodukt der Pflanzen darstellt, hat ihre Verarbeitung durch Mikroorganismen ein ganz besonderes Interesse[129]). Zu den Bakterien, die dies leisten, gehört z. B. ein von Omelianski[130]) studierter Bazillus von sehr geringer Dicke (0,2 μ), der in einer Endanschwellung runde Sporen bildet, aber keine Blaufärbung mit Jod gibt. Er läßt sich in einer mineralischen Nährlösung, der Filtrierpapier als Kohlenstoffquelle, ein Ammonsalz als N-Quelle und Kreide zur Neutralisation der auftretenden Säure beigesetzt ist, unter den Bedingungen der Anaerobiose kultivieren. Die Zellulose wird erst durchscheinend, geht schließlich ganz in Lösung über und wird in Essigsäure, Buttersäure, Spuren anderer Fettsäuren, Kohlensäure und Wasserstoff zerlegt.

So wird also die Zellulose, die in ungeheuren Massen von den höheren Pflanzen erzeugt und, einmal gebildet, von ihnen nicht mehr ausgenutzt wird, wieder in den Stoffwechsel der Organismen hereingezogen, und so kommen enorme Mengen von Kohlenstoff, die sonst brach liegen, in Humus, Torf, Kohle übergehen würden, wieder im Lebensgetriebe zur Verwertung. (S. auch S. 311.) Und der genannte Bacillus ist nicht der einzige, der in diesem Sinne wirkt. Schon früh ist behauptet worden, daß aus Zellulose auch Methan hervorgehen könne, und das reichliche Vorkommen dieses Gases an Orten, wo viel Zellulose der Zerstörung anheimfällt, spricht für die Richtigkeit. Omelianski ist es gelungen, den Erreger dieser Methangärung der Zellulose in einem Bazillus zu finden, der dem eben beschriebenen ähnlich sieht, aber noch dünner und zarter konturiert ist. Er gedeiht in der gleichen Nährlösung wie der Bazillus der Wasserstoffgärung, vergärt aber die Zellulose zu Essigsäure, Buttersäure, Kohlensäure und Methan.

Es entfallen etwa 50 Proz. der Gärprodukte auf flüchtige Säuren, und von diesen entsteht die Essigsäure ungefähr in 9-fach größerer Menge als die Buttersäure.

In der Natur kommen die beiden Bazillen der Zellulosevergärung vielfach gleichzeitig vor, und es war sehr schwierig, sie zu isolieren. Solange aber diese Isolierung nicht ausgeführt war, traten auch in den Kulturen die Gärprodukte beider Organismen auf, wobei bald der eine, bald der andere dominierte. Man wird vermuten dürfen, daß die ungleichen Ergebnisse auch anderer Gärungen vielfach auf der Verwendung unreiner Kulturen beruhen, und es ist darum Omelianskis Arbeit[131]) in methodologischer Hinsicht außerordentlich wichtig.

Neben dieser anaeroben Zellulosevergärung spielt in der Natur bakterieller Zelluloseabbau unter aeroben Bedingungen eine große Rolle. Zumal amerikanische Forscher haben eine große Zahl aerober, zellulosezerstörender Bakterien beschrieben, doch sind ihre Angaben keineswegs ohne Widerspruch geblieben[132]); wir können hier auf Einzelheiten nicht eingehen, sondern verweisen auf die kurze Zusammenfassung durch Löhnis[133]). Auch parasitische, auf Wasserpflanzen lebende Formen (Kugelbakterien) werden als Zellulosezerstörer angegeben[134]). Zu vergleichen sind

129) Ueber Abhängigkeit der Zellulosezerstörung im Boden von der Bodenbeschaffenheit vgl. Christensen 1910 Cbl. Bakt. II **27** 449, u. 1915 **43** 1.
130) Omelianski 1902 zit. in Anm. 131; 1904 Cbl. Bakt. II **11** 369.
131) Omelianski 1902 Cbl. Bakt. II **8** 193.
132) Omelianski 1913 Cbl. Bakt. II **36** 472. Pringsheim zit. in Anm. 136.
133) 1923 Cbl. Bakt. II **58** 430 (hier die Literatur).
134) Merker 1911 Cbl. Bakt. II **31** 578.

ferner die Befunde GESCHERS[135]), er beschreibt kugel- und stäbchenförmige Bakterien, die, gemeinschaftlich lebend, Zellulose in gelüfteten Kulturen abbauen. Mischkulturen sind es auch, die GRÖNEWEGE[136]) beschreibt: In Nährlösungen, welche Zellulose und Nitrat enthalten, entwickeln sich Bakterienvergesellschaftungen, deren Komponenten teilweise Zellulose abbauen (Bact. cellare), während andere diese Befähigung nicht haben, sondern unter Verwertung von Abbauprodukten der Zellulose denitrifizieren (s. S. 371)[137]).

Wichtig ist die seit 1899 (MACFAYEN) bekannte Tatsache, daß auch thermophile Bakterien (Kap. 19) befähigt sind zum Zelluloseabbau[138]). Nach KROULIK sollen sie teilweise aerob, teilweise anaerob sein. Die anaeroben bilden nach PRINGSHEIM[138]) außer CO_2 und H_2 nur Essig- und Ameisensäure, bemerkenswerterweise aber keine Buttersäure, die bei den nicht thermophilen auftritt.

PRINGSHEIM ist es auch gelungen, durch geeignete Antiseptika die fermentative Tätigkeit dieser Organismen derart zu hemmen, daß die hydrolytischen Enzyme nicht gestört wurden. Es zeigte sich, daß die Zellulose zunächst durch Zellulase in Zellobiose, diese durch Zellobiase in d-Glukose gespalten wird. Bringt man Kulturen thermophiler Zellulosezersetzer aus 55° in 20°, so hört das Wachstum auf, die Enzyme arbeiten weiter, und Zellobiose sowie Glukose, die sonst sofort weiter verarbeitet werden, häufen sich an. Kombiniert man Antiseptika mit recht hoher Temperatur (67°), so wird die Zellobiase geschädigt, nicht die Zellulase, so daß sich nun Zellobiose als einziges Spaltungsprodukt ansammelt. Beachtenswert ist es, daß man beim Abbau der Zellulose durch Bakteriengemische wie sonst so häufig Acetaldehyd als Zwischenprodukt abfangen kann, und zwar sowohl bei Verwendung thermophiler als auch anderer Zellulosevergärer[139]).

Die kritische Durcharbeitung des bakteriellen Zelluloseabbaues mit Hilfe von Reinkulturen ist auch heute noch eine der dringendsten Aufgaben der Bakteriologie. Reinkulturen scheinen fast nie vorgelegen zu haben, selbst die Reinheit der Kulturen OMELIANSKIS wird bezweifelt. — Ob Zellulosevergärer in gelüfteten Mischkulturen wirklich aerob sind oder durch ihre Begleiter vor Sauerstoffzutritt geschützt werden, läßt sich nur mit Hilfe von Reinkulturen entscheiden, wie später noch gezeigt wird. Ob umgekehrt aerobe Zellulosebakterien in Vergesellschaftung mit denitrifizierenden, die ihnen O_2 aus den Nitraten zur Verfügung stellen, auch bei Luftabschluß gedeihen können, erscheint sehr zweifelhaft[140]).

Neben der Zellulose gehören die **Pektine** (S. 9) zu den Stoffen, die die pflanzliche Zellmembran aufbauen. Auch sie werden von der Pflanze nicht wieder aufgelöst, sondern verbleiben in den abfallenden Blättern, Zweigen, um dann am Boden oder im Wasser von bestimmten Mikroorganismen ausgenutzt zu werden. Wir verdanken WINOGRADSKY, BEHRENS[141]) sowie anderen Forschern den Nachweis, daß viele aerobe und anaerobe Bakterien, darunter auch Buttersäurebakterien, die „Pektinvergärung" in der Natur ausführen. Auch manche Mucorarten lösen die Pektine auf. — Diese Pektinlösung spielt in der Praxis der Hanf- und Flachsbereitung eine Rolle, da die Isolierung der Fasern dieser Pflanzen erst nach vorhergehender Pektinvergärung, d. h. nach Lösung der Mittellamellen möglich ist[142]).

---

135) 1922 Faserforsch. **2** 28.

136) 1921 Ref. Cbl. Bakt. II **53** 414. — Ob es denitrifizierende Bakterien gibt, die selbst Zellulose angreifen, scheint zweifelhaft. Vgl. die Diskussion zwischen RIPPEL 1919 Angew. Bot. **1** 78, und H. PRINGSHEIM 1920 ebenda **2** 217.

137) Ueber Zelluloseabbau durch Strahlenpilze s. MÜTTERLEIN 1913 Diss. Leipzig. KRAINSKY 1914 Cbl. Bakt. II **41** 296.

138) PRINGSHEIM 1912 Zeitschr. f. physiol. Chemie **78** 266; 1913 Cbl. Bakt. II **38** 513. KROULIK 1913 ebenda **36** 339.

139) NEUBERG 1923 Naturwiss. **11** 657. Zum Abfangen bei Thermophilen diente Dimedon (S. 354).

140) RIPPEL u. PRINGSHEIM zit. Anm. 136.

141) WINOGRADSKY 1895 Compt. rend. **121** 742. BEHRENS 1902 Cbl. Bakt. II 8 114.

142) Vgl. LAFAR Mykologie **3** 269. TOBLER u. CARBONE 1923 Faserforsch. **2** 163 u. 170 (Röste durch Bac. felsineus). RUSCHMANN 1923 TOBLERS Bücherei d. Faserforsch. **1**. Leipzig. Ueber Entstehung von Methylalkohol bei der Vergärung von Pektin vgl. LIPPMANN 1920 Biochem. Zeitschr. **106** 236.

Ameisensäurevergärung. So wie der bei der Alkoholgärung der Hefe entstandene Alkohol durch andere Organismen weiterverarbeitet wird, so sehen wir auch, daß die Produkte der anderen Gärungen durch spezifische Organismen ausgebeutet werden. Von der Verwertung stark reduzierter Stoffe wie H_2S, NH_3, H_2, CH_4 wird im nächsten Kapitel zu sprechen sein. In welcher Weise die Buttersäure abgebaut wird, scheint nicht näher untersucht zu sein (S. 304 Anm. 29); dagegen hat uns Omelianski[143]) mit der anaeroben Zersetzung der Ameisensäure bekannt gemacht. Sie erfolgt bei Verwendung des Kalksalzes nach der Formel:

$$Ca(CHO_2)_2 + H_2O \rightarrow CaCO_3 + CO_2 + 2\,H_2$$

Der Organismus dieser Gärung, das Bacterium formicicum, vermag also die denkbar einfachste organische Verbindung auszunützen, aber es braucht daneben Pepton. Dagegen kann es die nahestehenden Fettsäuren nicht verwerten, wohl aber eine Reihe von Zuckern und Zuckeralkoholen. Aus Mannit und Dulcit entstand in Omelianskis Kulturen neben CO_2 und H_2: Aethylalkohol, Essigsäure, Ameisensäure und namentlich Milchsäure, eventuell auch Bernsteinsäure. — Wir fügen hinzu, daß auch für das Glyzerin häufig eine Vergärung festgestellt werden konnte.

Wir kommen zur **Verarbeitung N-haltiger organischer Stoffe** durch Gärung. Die Pflanze wirtschaftet mit dem Stickstoff haushälterisch. Nur wenn ihnen ausschließlich stickstoffreiche Stoffe zur Verfügung stehen, scheiden Pilze Stickstoff in Form von Ammoniak aus. Dagegen finden wir in den Exkreten der Tiere stets Stickstoff, und vor allen Dingen der Urin enthält solchen reichlich in Form von Harnstoff, Harnsäure und Hippursäure. An deren Umwandlung sind wieder Mikroorganismen in maßgebender Weise beteiligt. Am bekanntesten ist die Umwandlung des Harnstoffes in kohlensaures Ammoniak, ein Vorgang, der als **„Harnstoffvergärung"** bezeichnet wird:

$$CO(NH_2)_2 + 2\,H_2O \rightarrow CO_3(NH_4)_2 + 14 \text{ Kal.}^{144})$$

Somit handelt es sich um eine Wasseraufnahme, ähnlich wie bei vielen Enzymwirkungen. Da der Energiegewinn bei diesem Prozeß nur gering ist, hat die Ammoniakbildung vielleicht mehr die Bedeutung, das Substrat alkalisch zu machen und damit andere Organismen auszuschließen. Freilich sind auch die Urobakterien nicht sehr resistent gegen Ammoniak. Die meisten sind aerob, einige wenige anaerob[145]). Bemerkenswert ist es, daß der Harnstoff den Urobakterien im allgemeinen nicht als C-Quelle dient, sie können also mit ihm allein gar nicht auskommen[146]); er kann nur ihren N-Bedarf decken. In bezug auf den C-Bedarf verhalten sich die einzelnen Formen verschieden: die bescheidensten Ansprüche machen solche, die mit Essigsäure oder Oxalsäure auskommen, diese bilden aber nur wenig kohlensaures Ammoniak; schon mehr Ammoniak lassen dann solche Formen entstehen, die in Weinsäure, noch mehr solche, die in Aepfelsäure gedeihen; die stärkste Ammoniakbildung findet sich bei Urobacillus Pasteurii und Urococcus ureae, die Fleischbouillon als C-Quelle beanspruchen, dann aber bei spurenweiser Einsaat 10—12 g Harnstoff in 100 g Flüssigkeit in wenigen Tagen vollständig zum Verschwinden bringen. Ueber den Einfluß von

143) Omelianski 1904 Cbl. Bakt. II **11** 177. Ueber Denitrifikation bei Zufuhr von Formiaten und Salpeter s. Grönewege 1922 Ref. Cbl. Bakt. II **56** 140.
144) Kruse, Mikrobiologie S. 597.
145) Geilinger 1917 Cbl. Bakt. II **47** 245.
146) Beijerinck 1901 Cbl. Bakt. II **7** 33 Ausnahmen bei Christensen 1910 Cbl. Bakt. **27** 336.

Humusstoffen auf die Harnstoffvergärung berichtet Christensen [146]). Die nächste Ursache für die Bildung des Ammoniaks liegt in einem Enzym, der Urease [147]). — Aus der Harnsäure [148]) entsteht ebenfalls Ammoniak; Hippursäure wird in Benzoësäure und Glykokoll, das dann weiter verarbeitet wird, zerlegt [149]).

Ein anderes stickstoffhaltiges Produkt, das eine große Verbreitung im Tierreich besitzt, aber auch bei Pilzen vorkommt, ist das **Chitin** (S. 9). Man [150]) hat einen Spaltpilz isoliert, der diesen sehr widerstandsfähigen Körper abzubauen vermag.

Besonderes Interesse beansprucht endlich die **Vergärung der Eiweißkörper,** die beim Absterben aller Lebewesen den Mikroorganismen zur Ausnützung überlassen werden. Die Art und Weise ihres Abbaues [151]) vollzieht sich zunächst überall folgendermaßen: Sie zerfallen in Aminosäuren, ähnlich wie wir das bei der Keimung gesehen haben; aus diesen wird Ammoniak abgespalten, und die restierenden Säuren werden durch abwechselnde Oxydationen und Reduktionen in immer einfachere Körper übergeführt; schließlich findet sich Wasserstoff, Methan, Kohlensäure, freier Stickstoff und das schon genannte Ammoniak. Da aber im Eiweiß auch S und eventuell P enthalten ist, so treten Schwefelwasserstoff und Phosphorwasserstoff (oder Phosphorsäure) zu diesen Endprodukten hinzu. An der Bildung dieser Stoffe sind zahllose aerobe und anaerobe Bakterien und Pilze beteiligt, und es entstehen dabei vielfach, namentlich aus den aromatischen Aminosäuren, höchst charakteristische Zwischenprodukte, von denen am bekanntesten Indol und Skatol sind. Gerade diese und andere übelriechende Stoffe sind charakteristisch für die Vergärung der Eiweißkörper, die im gewöhnlichen Leben als „Fäulnis“ bezeichnet wird. Wir haben keine Veranlassung, näher auf diese einzugehen; die Hauptsache ist, zu konstatieren, daß schließlich N-freie und N-haltige organische Substanz in einfache anorganische Verbindungen verwandelt werden, die dann teils direkt, teils erst nach Eingreifen der in den nächsten Kapiteln zu besprechenden Organismen wieder als Nährstoffe für die autotrophe grüne Pflanze dienen.

147) Beijerinck zit. in Anm. 146.

148) Abbau der Harnsäure: Liebert 1910 Bot. Cbl. **114** 361. Stapp 1920 Cbl. Bakt. II **51** 1.

149) Vgl. hierüber und über die Morphologie der Urobakterien: Miquel in Lafar, Mykologie **3** 71. Stapp zit. in Anm. 148. Viehöver 1913 Cbl. Bakt II **39** 209 (hier weitere Literatur). Ueber die Verbreitung der Urobakterien s. Düggeli 1915 Naturwiss. Wochenschr. **14** 305.

150) Benecke 1905 Bot. Ztg. **63** 227. Folpmers 1921 Chem. Weekbl. **18** 249.

151) Vgl. Hahn u. Spieckermann in Lafar, Mykologie **3** 85. Ellinger 1907 Ergebn. d. Physiol. **6** 29. H. Pringsheim 1913 Hdwb. d. Naturwiss. **4** 534.

17. Kapitel.

Oxydation von Schwefelwasserstoff, Wasserstoff, Methan und Ammoniak durch Bakterien. Kohlensäureassimilation ohne Licht und Chlorophyll[1]).

Im letzten Kapitel haben wir Prozesse kennen gelernt, durch die Schwefelwasserstoff entsteht; so die Sulfatreduktion und die Fäulnis von Eiweiß. Andere Vorgänge in der Natur führen ebenfalls zum Auftreten von H_2S. Nun wissen wir aber, daß dieser Stoff zur Gewinnung des Schwefels für die höheren Pflanzen ungeeignet ist, da diese Sulfate verwerten. Es erhebt sich also die Frage, ob es in der Natur keine biologischen Vorgänge gibt, durch die aus H_2S wieder Sulfate gebildet werden. Dies geschieht in der Tat durch gewisse Bakterien, die wir **Schwefelbakterien** nennen.

Als ersten Typus der Schwefelbakterien besprechen wir die Gattung Beggiatoa (Fig. 48 *a—d*), die man als eine farblose Oscillaria charakterisieren kann, in deren Protoplasma reichliche Ablagerungen von Schwefelkörnchen oder -tröpfchen gefunden werden. Schon die Existenz so großer Mengen reinen Schwefels in den Zellen legt die Vermutung nahe, daß er eine besondere Rolle im Leben dieses Organismus spiele, und eingehende Untersuchungen haben das bestätigt. Nachdem man lange Zeit Beggiatoa für die Ursache der Schwefelwasserstoffbildung gehalten hatte, ist von Hoppe-Seyler[2]) der Beweis erbracht worden, daß Beggiatoa vielmehr den Schwefel durch Oxydation (Dehydrierung) des Schwefelwasserstoffes gewinnt ($H_2S + O \rightarrow H_2O + S$); Winogradsky[3]) hat in einer klassischen Arbeit diesen Vorgang näher verfolgt und seine Bedeutung für den Organismus klargelegt.

Fig. 48. *a—c* Beggiatoafäden mit verschiedenem Schwefelgehalt; nach Winogradsky. Vergr. 1000. Aus Fischer, Vorles. über Bakterien, 2. Aufl. *d* Zelle von Beggiatoa mirabilis nach Hinze. Vergr. 750.

Beggiatoa kommt überall im Schlamm von Salz- und Süßwasser vor, wenn das Gewässer oder der Boden eine genügende Menge von Sulfaten führt. Diese Sulfate spielen aber für sie nur insofern eine Rolle, als sie anderen Organismen das Material für Schwefelwasserstoffbildung liefern. Wenn also Schwefelwasserstoff schon in einem Gewässer vorhanden ist, so sind Sulfate ganz überflüssig. Deshalb tritt Beggiatoa auch in den Schwefelquellen auf und wächst da sogar ganz besonders üppig. Winogradsky konnte nun beobachten, wie die

1) Lieske 1914 Naturwiss. **40** 214. Winogradsky 1922 Cbl. Bakt. II **57** 1.
2) Hoppe-Seyler 1886 Zeitschr. f. physiol. Chemie **10** 201.
3) Winogradsky 1887 Bot. Ztg. **45** 493. Omelianski 1912 Hdwb. d. Naturwiss. **1** 816.

Beggiatoen in einiger Entfernung von der Quelle allmählich in immer geringerer Menge vorkommen und wie ihr schließliches völliges Fehlen mit dem Verschwinden des Schwefelwasserstoffes aus dem Wasser zusammenfällt.

Solche Beobachtungen in der Natur lassen schon die Wichtigkeit des H_2S für das Leben der Beggiatoa erkennen; genaueren Einblick gewähren aber erst Kulturen. Bringt man eine kleine Menge Beggiatoa auf den Objektträger, bedeckt sie mit einem Deckglas und gibt ihr täglich neues schwefelwasserstoffhaltiges Wasser (WINOGRADSKY verwandte ein natürliches aus Bad Langenbrücken stammendes Wasser, dem noch H_2S zugesetzt war), so bleibt sie nicht nur am Leben, sondern vermehrt sich bald so stark, daß man genötigt ist, von Zeit zu Zeit durch Entfernung größerer Massen für die weitere Entwicklung des Restes Platz zu schaffen. Mit einer solchen in gutem Wachstum befindlichen Mikrokultur lassen sich nun die folgenden entscheidenden Versuche ausführen:

1. Die Kultur wird mit Schwefelwasserstoffwasser versehen, das durch Stehen an der Luft seines Schwefelwasserstoffes beraubt ist. Die Beggiatoen verlieren bald ihren Schwefel, um keinen mehr zu bilden; sie gehen allmählich zugrunde.

2. Wird dagegen der Kultur das gleiche Wasser mit Zusatz von H_2S dargeboten, so entwickelt sie sich wie bisher lebhaft weiter.

Der wesentliche Unterschied zwischen den beiden Kulturen ist aber das Fehlen bzw. die Gegenwart des Schwefelwasserstoffes, und daraus folgt, daß dieser Stoff den Beggiatoen unentbehrlich ist, und daß sie aus ihm den Schwefel ihres Zellinhaltes bilden. Da das nur durch Dehydrierung möglich ist, verlangt Beggiatoa auch die Gegenwart von Sauerstoff als H_2-Akzeptor, doch macht sie in bezug auf dieses Element ganz besondere Ansprüche: ein Zuviel ist ihr ebenso unangenehm wie ein Zuwenig. Am einfachsten ist es, wenn man den Organismus selbst für das richtige Maß von Sauerstoff sorgen läßt: da Beggiatoa eine frei bewegliche Form ist, so kann sie sich die optimale Konzentration des Sauerstoffes aufsuchen (S. 369), wenn ihr vom Rande des Deckglases bis zur Mitte alle Abstufungen von Sauerstoffspannungen geboten werden. Läßt man einen mit Deckglas bedeckten Tropfen verdünnten Schwefelwasserstoffwassers ohne Beggiatoen in der feuchten Kammer stehen, so vollzieht sich nach einigen Stunden die Bildung von Schwefelkörnchen unter dem Einfluß der Luft nur etwa auf eine Entfernung von 1 mm vom Rande aus, während die zentrale Partie lange unoxydiert bleibt, vorausgesetzt, daß man durch öftere Erneuerung der Flüssigkeit deren Schwefelwasserstoffgehalt auf ungefähr der gleichen Höhe hält. Setzt man nun unter das Deckglas eine kräftige Flocke von Beggiatoa, so sieht man die Fäden bald nach dem Rande hinwandern und dort in einer Entfernung von 1 mm einen dicken, weißen Saum bilden. Die Beggiatoa vermeidet also die Peripherie des Tropfens, wo lebhafter Zutritt des Sauerstoffes stattfindet, ebenso wie die zentralen sauerstofffreien Partien, weicht aber, wenn man die Erneuerung der Flüssigkeit unterläßt, mit dem allmählichen Verbrauch des Schwefelwasserstoffes immer tiefer nach dem Zentrum des Präparates. Wenn ein Beggiatoafaden das Optimum der Sauerstoffspannung aufgefunden hat, so kann er durch geringe Ortsveränderungen bald in eine H_2S-reiche Zone gelangen, wo überwiegend die Aufnahme dieses Gases erfolgt, bald auch

wieder in eine solche Region, wo die Dehydrierung desselben stattfinden kann.

Das Verhalten der Beggiatoa in der Natur stimmt mit dem in der mikroskopischen Kultur überein. Sie sucht sich eine Region optimaler Sauerstoffspannung auf, lebt also in der Schwefelquelle an den flachen, vom Wasser nur überflossenen Stellen und vermeidet die tieferen Bassins. Dabei spielt freilich nicht nur der Sauerstoff, sondern auch der Schwefelwasserstoff eine Rolle, denn auch von ihm vermag sie nur eine bestimmte, nicht gerade hohe Konzentration zu ertragen.

Aber Beggiatoa sammelt nicht nur Schwefel in ihren Zellen an, sondern löst ihn auch wieder auf, und beide Prozesse gehen immer gleichzeitig von statten, wenn man das auch nicht direkt erkennen kann. Denn ein Verschwinden des Schwefels läßt sich nur dann nachweisen, wenn man seine Neubildung durch Entziehung des Schwefelwasserstoffes verhindert. Die Mengen von Schwefel, die dann verschwinden, sind groß. Als Winogradsky einer gesunden Kultur alle 2—3 Stunden an einem Tag neues H_2S-haltiges Wasser zuführte, waren die Fäden am Abend mit Schwefel überfüllt (Fig. 48 *a*), und als dann die H_2S-Zufuhr aufhörte, lösten sie in 12—15 Stunden diese Schwefelmassen fast völlig auf; Fig. 48 *b* stellt den Faden nach 24-stündigem Verweilen ohne H_2S dar; die Fig. 48 *c* ist 48 Stunden später der gleichen Kultur entnommen. Nach Winogradskys Schätzung verbraucht das Protoplasma einer Zelle pro Tag das Vierfache oder mehr seines Gewichtes an Schwefel. Schon diese Quantitäten lassen es als unmöglich erscheinen, daß der Schwefel zum Aufbau des Eiweißes oder überhaupt zur Synthese irgendwelcher Substanzen verbraucht wird, denn das Wachstum der Beggiatoen ist ein verhältnismäßig langsames. In der Tat läßt sich auch nachweisen, daß der Schwefel ein ganz anderes Schicksal erfährt: er wird in der Zelle weiter oxydiert, und die gebildete Schwefelsäure zersetzt offenbar schon innerhalb der Zelle die aus dem Wasser stammenden Karbonate und tritt etwa als Gips in die Kulturflüssigkeit zurück. Beggiatoa oxydiert also H_2S zu H_2SO_4 und lagert das Zwischenprodukt Schwefel als transitorischen Reservestoff ab. Es müße demnach bei Beschränkung des H_2S-Zutrittes, bei Darreichung recht verdünnter Lösungen, gelingen, diese Bakterien zu kultivieren, ohne daß es in ihrem Zellinnern zu einer Anhäufung von Schwefel zu kommen braucht. — Gerade wie die S-Bildung aus H_2S, so verläuft die SO_4-Bildung aus S auch ohne Zutun der Bakterie; während aber der erstere Prozeß in den Zellen von Beggiatoa annähernd mit derselben Energie sich zu vollziehen scheint wie im Wasser, hat der Organismus offenbar Mittel, die Schwefelsäurebildung sehr zu beschleunigen (Enzyme?).

Der geschilderte Oxydationsprozeß, welcher, wie gesagt, für das Leben der Beggiatoen unbedingt notwendig ist, ist ein für diesen Organismus charakteristischer Vorgang, der bei weitem der Mehrzahl der Lebewesen fehlt. Es ist aber nicht die einzige Eigentümlichkeit dieser merkwürdigen Pflanze. Beggiatoa besitzt weder Chlorophyll noch einen anderen verwandten Farbstoff, der die Vermutung aufkommen lassen könnte, sie sei autotroph; man hat sie auch früher für heterotroph gehalten. In den Kulturen Winogradskys, in denen lebhafte Vermehrung eintrat, war aber Langenbrückener Mineralwasser die einzige Nahrung, die ihr geboten wurde, und dieses enthält an Stickstoff nur Spuren von NH_3 und HNO_3 und von organischen Sub-

stanzen nur 0,0005 Proz. Diese genügten aber, um Leben und Wachstum zu unterhalten, obwohl sie auch in qualitativer Hinsicht nicht so sind, daß man ihnen einen besonderen Nährwert zutrauen würde. Nach der Untersuchung von FRESENIUS sollen sie wenigstens teilweise aus Ameisen- und Propionsäure bestehen. Und als WINOGRADSKY Lösungen anwandte, die Zucker, Pepton, Asparagin enthielten, konnte er die Beggiatoen nie so gut wie in Langenbrückener Wasser kultivieren, meistens gingen sie sogar unter solchen Umständen rasch zugrunde.

WINOGRADSKY war es nicht gelungen, Beggiatoa in Reinkultur zu erhalten. KEIL [4]) aber konnte zeigen, daß diese Bakterie in rein mineralischer Nährlösung gedeiht, wenn ihr in dieser Karbonate des Ca oder Mg geboten und wenn in der Luft CO_2, H_2S und O_2 in ganz bestimmten Mengen zur Verfügung gestellt werden. Organische Verbindungen, solchen Reinkulturen zugesetzt, erwiesen sich zwar nicht als schädlich, aber doch als gleichgültig. Daraus folgt, daß Beggiatoa autotroph ist. Sie verarbeitet die CO_2 der Luft oder der Bikarbonate und kann ohne diese nicht leben. Damit lernen wir einen Organismus kennen, der, ohne Chlorophyll zu besitzen, CO_2 assimiliert und der diese Synthese unabhängig vom Licht ausführt. Da wir nun bei den typischen Autotrophen das Licht als Energiequelle für die Synthese nötig fanden, werden wir uns hier bei Beggiatoa nach einer anderen Energiequelle umsehen müssen und diese in der Oxydation des Schwefelwasserstoffes finden. Damit soll nicht gesagt sein, daß diese Oxydation ausschließlich die Bedeutung hat, Energie für die Synthese organischer Substanz zu liefern; es ist wohl möglich, daß sie überhaupt die Atmung ersetzt, denn es erscheint wahrscheinlich, daß die Beggiatoen keine organischen Substanzen veratmen.

Außer Beggiatoa kennen wir noch eine große Zahl von Bakterien, die sich dieser Form physiologisch anschließen [5]). Von Interesse sind namentlich JEGUNOWS Beobachtungen über die Bewegungen der von ihm studierten Formen. In hohem Gefäß gehalten, sammeln sie sich in einer gewissen Entfernung von der Flüssigkeitsoberfläche an, und machen von dieser Stelle aus fontänenartige Ausstrahlungen in die Tiefe der Flüsslgkeit. Es bewegen sich die einzelnen Zellen in der Mitte der Fontäne abwärts und beladen sich dabei mit Schwefel; dann kehren sie auf der Außenseite des Strahles nach oben zurück und oxydieren dort den Schwefel weiter. Die Geschwindigkeit der Bewegung ist ansehnlich; sie legen den ganzen Weg in 5 Minuten zurück.

Eine Gruppe von Schwefelbakterien mit anderen Eigenschaften hat NATHANSOHN [6]) im Golf von Neapel entdeckt, und BEIJERINCK [7]) hat gezeigt, daß ähnliche Organismen auch in anderen Meeren sowie im Süßwasser nicht fehlen. Die von NATHANSOHN beobachteten Formen oxydieren Thiosulfate zu Sulfaten und Tetrathionaten entsprechend der Formel:

$$3\,Na_2S_2O_3 + 5\,O = 2\,Na_2SO_4 + Na_2S_4O_6$$

4) KEIL 1912 Beitr. z. Biol. **11** 335.

5) WINOGRADSKY zit. in Anm. 3. KEIL zit. in Anm. 4. OMELIANSKI 1905 Cbl. Bakt. II **14** 769. HINZE 1903 Ber. Bot. Ges. **21** 309, u. 1913 **31** 189. JEGUNOW nach OMELIANSKI in LAFAR, Mykologie **3** 214. MOLISCH 1912 Cbl. Bakt. II **33** 55. LAUTERBORN 1907 Ber. Bot. Ges. **25** 338. NADSON 1913 Bull. jard. bot. **13** 106 („Oxalithen" in S-Bakterien). WEST u. GRIFFITHS 1913 Ann. of Bot. **27** 83. BERSA 1920 Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. **129** I 231. KOLKWITZ 1918 Ber. Bot. Ges. **36** 218 ($CaCO_3$ in S-Bakterien).

6) NATHANSOHN 1902 Mitt. d. Zool. Station Neapel **15** 655.

7) BEIJERINCK 1903 Cbl. Bakt. II **11** 593. — Nach JACOBSEN (1912 Fol. microb. **1** 487) zit. nach TRAUTWEIN, kann Thiobact. thioparum auch freien S oxydieren.

Eine Schwefelausscheidung tritt auch hier ein, aber sie geht nicht innerhalb[8]) des Organismus von statten und ist vielleicht auch ihrer Entstehung nach nicht direkt abhängig von ihm. — Auf Agargallerte, die mit Meerwasser + $Na_2S_2O_3$ hergestellt ist, lassen sich diese Organismen kultivieren und isolieren. Ein Zusatz von organischen Substanzen nützt ihnen nichts, macht vor allem das Thiosulfat nicht entbehrlich. Daraus müssen wir schließen, daß auch diese Formen autotroph sind, und in der Tat hat NATHANSOHN eine dauernde Vermehrung des Trockengewichtes bei bloßer Gegenwart von CO_2 beobachtet.

Während diese Formen notwendig den Sauerstoff der Luft zur Oxydation des Thiosulfats bedürfen, hat BEIJERINCK[7]) ein denitrifizierendes Thiobacterium entdeckt. Eine Form, die diesem nahe steht, ist dann von LIESKE[9]) untersucht worden. Die Reinkulturen dieser Kurzstäbchen konnten in sauerstofffreiem Raum zum Wachstum gebracht werden. Ein Zusatz von organischer Substanz schädigte sie nicht, wurde aber auch nicht ausgenutzt. Als Kohlenstoffquelle kommt die Kohlensäure der Karbonate und Bikarbonate in Betracht und als Energiequelle für deren Assimilation dient die Oxydation von Schwefelwasserstoff, Schwefel, unterschwefligsaurem und unterschwefelsaurem Natrium, die sämtlich zu Sulfaten oxydiert werden. Den Sauerstoff entnimmt auch dieser Organismus Nitraten, die zu freiem Stickstoff reduziert werden, und, wie GEHRING[10]) fand, nicht durch Sulfate ersetzt werden können.

Schließlich beschrieb TRAUTWEIN[11]) ein Thiosulfat zu Sulfat, Dithionat oder Tetrathionat ohne Ausscheidung von freiem S oxydierendes „Thionsäurebakterium“; die Oxydation ist an die Bedingung geknüpft, daß der O_2-Druck nicht unter $^1/_8$ des Druckes in der Atmosphäre sinkt. Das p_H-Optimum liegt bei 9 bis 8; bei 3,5 findet keine Oxydation mehr statt. Bietet man dieser für gewöhnlich somit aeroben Form Nitrate, so kann sie auch auf Kosten des aus diesen durch Denitrifikation von ihr frei gemachten Sauerstoffes anaerob leben. Ferner ist bemerkenswert, daß dieser Spaltpilz, im Gegensatz zu den anderen bekannten S-Bakterien, bei Zufuhr von organischen C-Verbindungen auch heterotroph leben kann.

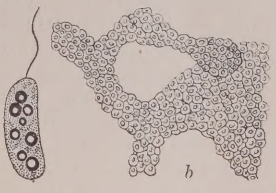


Fig. 49. *a* Chromatium Okenii. Vergr. 900. *b* Lamprocystis roseo-persicina. Vergr. 500. Aus FISCHER, Vorlesungen über Bakterien.

BRENNER[12]) versuchte, bei Kulturversuchen mit Bacterium thioparum das Sulfid durch Selenid zu ersetzen, doch ohne Erfolg, aber er stieß dabei auf interessante Bakterien, die zwar heterotroph wie andere gewöhnliche Spaltpilze auch leben können, aber, falls ihnen Selenit oder andere leicht reduzierbare Stoffe geboten werden, nicht den freien Luftsauerstoff, sondern den Sauerstoff aus diesen Stoffen als Wasserstoffakzeptor bei ihren Oxydationsprozessen ausnützen. Als C-Quelle dienen ihnen dabei Alkohole; weniger gut ist Zucker, unbrauchbar z. B. Pepton. Auch Befähigung zur sauerstoffilosen Dehydrierung ist den Formen eigen, denn Selenit kann z. B. durch Methylenblau ersetzt werden. Wird Natriumselenit und gleichzeitig Natriumselenid geboten, so soll ein exothermer Vorgang, durch den diese Stoffe in NaOH und Se übergeführt werden, Energie spenden und eine Ersparnis an C-Quelle zur Folge haben. Der interessante Spaltpilz — Micrococcus selenicus — verdient genaueres Studium.

8) Auch GICKLHORN (l. c.) beschreibt Schwefelbakterien, die S extracellulär, vielleicht infolge von Verarbeitung von K_2S, ablagern. Vgl. noch JACOBSEN 1914 Fol. microb. **3** 155. — WAKSMAN 1922 Ref. im Cbl. Bakt. II **56** 141. (Hier u. a. Angaben über auffallende Säureresistenz mancher Arten; vgl. auch die in Anm. 11 zitierte Literatur.)

9) LIESKE 1912 Ber. Bot. Ges. **30** (12). Ausführlich in Sitzungsber. Heidelberg. Akad. 1912 Abt. 6.

10) 1915 Cbl. Bakt. II **42** 402. (Auch Angaben über Vorkommen im Ackerboden.)

11) 1921 Cbl. Bakt. II **53** 513. Vgl. noch DÜGGELI 1920 Ref. ebenda **51** 396. — LOCKETT 1914 Proc. Roy. Soc. **87** 441. — Ueber den sog. LIPMAN-Prozeß, der darauf beruht, daß dem Boden zugegebener Schwefel durch Bakterien in H_2SO_4 übergeführt wird, die dann Phosphate aufschließt und Kulturpflanzen zugänglich macht, s. LIPMAN u. Mitarbeiter 1921 Soil sc. **12** 475, u. JOFFE 1923 Soil sc. **15** 9 u. 41.

12) 1917 Jahrb. wiss. Bot. **57** 95.

An die farblosen Schwefelbakterien schließt sich ein ganzes Heer von **Purpurbakterien**[13]) an, so genannt nach dem roten Farbstoff in ihren Zellen, der bei der nicht seltenen massenhaften Ansammlung dieser Organismen im süßen, salzigen und Brackwasser oft schon dem bloßen Auge auffällt.

Dieser Farbstoff, der den Zellenleib gleichmäßig durchtränkt, ist ebensowenig wie das Chlorophyll einheitlich, er besteht vielmehr aus dem sog. Bakteriochlorin, von unbekannter Zusammensetzung, und dem Bakterioerythrin, das in zweierlei Modifikationen vorkommt und wohl ein Karotinoid ist. Das Bakteriochlorin, das übrigens seinerseits vielleicht auch nicht einheitlich ist, zeigt im Spektrum Absorption bei D, ferner Endabsorption im Rot und Violett; das Erythrin absorbiert im Grün und Blau. Der Gesamtfarbstoff, wie er in der lebenden Zelle vorliegt, absorbiert außerdem im Infrarot etwa von $\lambda = 950$ bis 750 $\mu\mu$.

Wenn wir nun diese Bakterien im Anschluß an die Schwefelbakterien behandeln, so ist das deshalb gerechtfertigt, weil eine Gruppe der Purpurbakterien, die Thiorhodaceen, ganz ebenso wie Beggiatoa, Schwefel führt und offenbar auch ganz denselben Stoffwechsel hat, d. h. sie leben autotroph, indem sie die Energie zur Assimilation der Kohlensäure durch Oxydation von Schwefelwasserstoff gewinnen. Was für eine Bedeutung hat nun aber ihr Farbstoff? Da müssen wir vorausschicken, daß die Purpurbakterien, anders wie Beggiatoa, stark H_2S-haltiges Wasser aufsuchen, und auch durch konzentrierte H_2S-Lösungen nicht geschädigt werden, und daß sie ferner, falls sie beweglich sind, sich dem Licht zu bewegen und sich stets im Licht entwickeln, wobei sie gegenüber dem ganzen Spektralbezirk zwischen $\lambda = 950$ bis 350 $\mu\mu$ empfindlich sind.

Da sie in konzentrierten Lösungen von H_2S leben, hatte Winogradsky[14]) angenommen, daß sie stets in Gesellschaft mit sogenannten grünen Bakterien[15]) leben müßten, die mit einem wie Chlorophyll funktionierenden Farbstoff versehen, am Licht Sauerstoff ausscheiden, und die roten S-Bakterien sollten dann diese Spuren von O_2 abfangen und zur Oxydation des H_2S verwerten. In der Tat konnte der genannte Forscher die roten Bakterien nur dann zur Entwicklung bringen, wenn er sie in Gesellschaft mit grünen Bakterien zog, die auch in natura ihre steten Begleiter sind. Engelmann[16]) aber hatte, gestützt auf seine früher geschilderte Bakterienmethode, angenommen, daß die roten Schwefelbakterien, dank ihrem roten Farbstoff, unter Mitwirkung des Lichtes Kohlensäure zerlegen und sich so selbst den zur Oxydation des H_2S nötigen O_2 verschaffen können; und diese Auffassung, die das Bakteriopurpurin dem Chlorophyll an die Seite stellt, wird auch von Buder[17]), dem wir neuerdings die energischste Förderung der Physiologie der Purpurbakterien verdanken, vertreten. Er weist besonders darauf hin, daß die Kohlensäurezerlegung am Licht

---

13) Zusammenfassung bei Buder 1920 Naturwissensch. 8 261. Ders. 1919 Jahrb. wiss. Bot. 58.

14) 1888 Beitr. z. Morph. u. Phys. d. Pflanzen. I. Schwefelbakterien. Leipzig.

15) Lauterborn 1915 Verh. nat.-hist.-med. Ver. Heidelberg **13** 395. Metzner zit. S. 181.

16) 1888 Pflügers Arch. **42** 183.

17) 1915 Jahrb. wiss. Bot. **56** 529, u. 1919 **58** 525 (hier auch Kulturmethoden). Skene 1914 New Phytol. **13** 1.

hier weniger auf einen Gewinn von organischer Substanz als auf Gewinn von freiem Sauerstoff abziele, der dann alsbald im Stoffwechsel wieder zur Oxydation des H_2S Verwendung finde. In der Tat konnte MOLISCH[18]) mit den verschiedensten Methoden keine Sauerstoffentwicklung durch die Purpurbakterien am Licht nachweisen, was mit dieser Auffassung im Einklang steht. Eine kräftige Stütze gewinnt die ENGELMANNsche Ansicht von der Chlorophyllfunktion des Bakteriopurpurins dadurch, daß bewegliche Purpurbakterien im Mikrospektrum sich an den Stellen ansammeln, wo ihr Farbstoff absorbiert, also in erster Linie im Infrarot, sodann auch an den Stellen, wo im sichtbaren Spektrum Absorptionsstreifen liegen[19]). Sehr interessant sind BUDERS Ausführungen über die Oekologie dieser Formen: Die Absorptionskurve des Bakteriopurpurins ist der des Chlorophylls gegenläufig, und das kann die Bedeutung haben, daß Purpurbakterien, die im flachen Wasser häufig unter den Watten grüner Algen oder unter anderen grünen Wasserpflanzen leben, dann dort die Strahlen ausnutzen können, die von jenen noch durchgelassen werden. So nutzen sie, falls sie, wie üblich, in nicht zu tiefem Wasser leben, zumal auch die infrarote Strahlung aus. In größeren Tiefen können sie nur dann gedeihen, wenn über ihnen keine anderen Gewächse leben, und in diesem Falle wird die Absorption des blauvioletten Lichtes durch ihren Farbstoff für sie von Bedeutung sein.

Ein kurzes Wort noch über die Athiorhodaceen[20]), die auch bei reichlichster Zufuhr von H_2S keinen S in ihren Zellen ablagern. Im Gegensatz zu den Thiorhodaceen, die man bisher nie in Reinkultur gezogen hat, wurde einer ihrer Vertreter, Spirillum rubrum, schon 1887 von ESMARCH reingezüchtet. Später kultivierte dann MOLISCH eine ganze Zahl und zeigte, daß sie alle heterotroph leben und auf Pepton oder andere Zersetzungsprodukte von Proteinen angewiesen sind. Auch sie bevorzugen hell erleuchtete, sauerstofffreie Standorte, und die Funktion ihres Farbstoffes ist offenbar ganz dieselbe wie bei den Thiorhodaceen; nur fehlt ihnen die Befähigung, Schwefelwasserstoff zu oxydieren.

Nitrifikation. Wir wenden uns jetzt der Besprechung der Nitrifikationsbakterien zu, denen die Aufgabe zufällt, das in der Natur entstehende Ammoniak zu salpetriger Säure und Salpetersäure zu oxydieren.

Dieser unter dem Namen Nitrifikation bekannte, in vielen natürlichen und überall im Ackerboden nachgewiesene Vorgang ist früher für eine Oxydation durch anorganische Mittel gehalten worden. Die Beobachtungen von SCHLÖSSING und MUNTZ[21]) über die Abhängigkeit der Nitrifikation von äußeren Umständen, ihre Beeinflussung durch die Temperatur und Anaesthetika, konnten dann aber nur unter der Annahme der Mitwirkung niederer Organismen erklärt werden. Von dieser Erkenntnis bis zur Isolierung der maßgebenden Bakterien war aber noch ein weiter Weg. Viele Autoren versuchten mit Hilfe der üblichen bakteriologischen Methoden (Nährgelatine) die Nitrifikationsbakterien aus dem Boden zu isolieren; nicht selten konnten sie auch bestimmte Bakterien rein züchten, denen sie ein Nitrifikationsver-

18) 1907 Die Purpurbakterien. Jena. Eingehend läßt sich BUDER (1919) über die Frage der O_2-Entwicklung aus (zit. in Anm. 17).

19) BUDER 1919 zit. in Anm. 17.

20) MOLISCH Anm. 18. — Ueber Vorkommen von $CaCO_3$ in gewissen Purpurbakterien vgl. GICKLHORN 1921 Ber. Bot. Ges. **39** 312.

21) SCHLÖSSING u. MUNTZ 1877—79 Compt. rend. **84** 301; **85** 1018; **86** 892; **89** 891, 1074.

mögen zuschrieben. Allein die Nitrifikation bewegte sich dabei in so bescheidenen Grenzen, daß der Verdacht nicht zu unterdrücken war, es handle sich beim Auftreten der Nitratreaktion in den Kulturen weniger um eine bakterielle Tätigkeit als um eine Absorption von Nitraten aus der Luft [22]).

Fortschritte auf diesem Gebiete haben die Arbeiten von Heraeus [23]) und Hüppe [24]) gebracht, die behaupteten, daß die Nitrifikationsbakterien imstande seien, aus Kohlensäure organische Substanz aufzubauen, sodann die Veröffentlichungen von Warington und Frankland [25]); das Verdienst aber, die Physiologie der Nitrobakterien in ihren Fundamentalpunkten aufgeklärt und damit eine der wichtigsten Entdeckungen auf dem Gebiete der Physiologie gemacht zu haben, gebührt S. Winogradsky [26]), dessen Darstellung wir im wesentlichen folgen.

Durch die Erfahrungen, die dieser Forscher an den Schwefelbakterien gemacht hatte, war er in vortrefflicher Weise für das Studium der Nitrifikationsbakterien ausgerüstet. Schon beim Studium jener hatten die Isolierungs- und Kulturmethoden der handwerksmäßigen Bakteriologie vollkommen versagt. Sollten nicht auch die Mißerfolge bei den Nitrifikationsbakterien dadurch veranlaßt sein, daß diese ganz spezifische Ansprüche machen und nicht nach der Schablone behandelt werden können?

Nachdem schon Beobachtungen von Heraeus die wenig günstige Wirkung organischer Substanzen ergeben hatten, ging Winogradsky von dem Gedanken aus, es könnten die Nitrobakterien vielleicht durch sog. gute organische Nährstoffe geschädigt werden, und deshalb versuchte er ihre Kultur zunächst in einer Flüssigkeit, die neben den nötigen Mineralstoffen nur Kaliumtartrat als C-Quelle und Chlorammonium zur Deckung des Stickstoffbedarfes und als Nitrifikationsmaterial enthielt. Wurde eine derartige Flüssigkeit mit kleinen Spuren eines Bodens infiziert, in dem Nitrifikation stattfand, so blieb das gewünschte Resultat aus, auch nachdem allerlei Veränderungen in der Konzentration der Nährlösung etc. vorgenommen worden waren. Als er aber das Kaliumtartrat wegließ, war der Erfolg im höchsten Grade überraschend: es trat sofort eine intensive Nitrifikation ein, und damit war der Weg für weitere Studien gewiesen. Nachdem sich noch die förderliche Wirkung eines Karbonates der Erdalkalien gezeigt hatte, wurde folgende Nährlösung verwendet:

Wasser des Zürichsees	1000 g
Ammoniumsulfat	1 „
Kaliumphosphat	1 „
Basisches Mg-Karbonat . . .	5—10 „ [27])

22) Baumann 1888 Versuchsstat. **35** 217.

23) 1886 Zeitschr. f. Hyg. **1** 193.

24) 1887 Biol. Cbl. **7** 701; 1905 Internat. bot. Kongr. Wien, Ergebnisse S. 192.

25) Warington 1888 Cbl. Bakt. **6** 498. G. u. P. Frankland 1889 Zeitschr. f. Hyg. **6** 373.

26) Winogradsky 1890—91 Recherches sur les organismes de la nitrification. Ann. Inst. Pasteur. 1890 **4** 213; **4** 257; **4** 760. 1891 **5** 92; **5** 577.

27) Neuere Rezepte bei Löhnis 1920 Landwirtsch Bakt. Praktikum, Berlin, oder Koch 1922 Mikrobiol. Praktikum, Berlin. Löhnis empfahl zuerst den Ersatz des basischen Mg-Karbonats durch $CaCO_3$, um Verluste an NH_3 durch die alkalische Reaktion der Lösung zu verhindern.

Wurde diese Lösung nach der Sterilisation mit einem minimalen Tröpfchen einer älteren gleichen Kultur geimpft, so trat im Laufe von wenigen Tagen eine starke Reaktion auf Salpeter ein, und in 14 Tagen war die ganze im Kölbchen enthaltene Ammoniakmenge verschwunden, während nicht geimpfte Kontrollösungen in der gleichen Zeit kaum eine Veränderung erkennen ließen. In einer solchen Kultur waren nun aber noch viele andere Mikroorganismen anzutreffen, deren Zahl durch mehrfache Uebertragung in neue, gleich zusammengesetzte Nährlösung zwar abnahm, schließlich aber auf diesem Wege nicht mehr einzuschränken war. Es fanden sich in dem dünnen Schleier, der auf der Flüssigkeit sichtbar war, und in welchem Winogradsky die vermutlich sehr sauerstoffbegierigen Nitrifikationserreger suchte, noch fünf Organismen. Alle wurden untersucht, keiner von ihnen war der Urheber der Nitrifikation. Dieser wurde aber schließlich an einer anderen Stelle der Kultur, nämlich auf dem aus Magnesiumkarbonat bestehenden Bodensatz, in Gestalt einer Bakterienzoogloea gefunden, die aus ursprünglich beweglichen und kurze Zeit in der Flüssigkeit schwärmenden, ovalen Bakterien hervorgeht.

Im Verlauf seiner Studien bemerkte Winogradsky bald, daß die Nitrifikation bedeutend gefördert wird, wenn man das Ammoniak nur in kleiner Menge zusetzt und sofort nach Verbrauch ersetzt. Dementsprechend setzte er seinen Kulturen stets nur 0,04—0,1 g Ammonsulfat auf einmal zu und konnte dann beträchtliche Nitrifikationsresultate erzielen. Eine Kultur z. B. oxydierte in 37 Tagen 860 mg, eine andere in 30 Tagen 930 mg Ammonsulfat; das macht im Durchschnitt pro Tag 4,93 mg bzw. 6,6 mg nitrifizierten Stickstoffes. Was aber in diesen Kulturen auffiel, das war, daß nicht die ganze Menge des nitrifizierten Stickstoffes in Nitrat umgewandelt, sondern immer ein Teil, und zwar eine wechselnde Menge, in Nitrit übergeführt wurde. Auch die Franklands[28]) hatten in ihren Kulturen Nitritbildung beobachtet. Winogradsky war anfangs geneigt, die Nitritbildung als eine Folge ungünstiger Kulturbedingungen zu betrachten, und versuchte namentlich den Luftzutritt zu steigern, indem er größere, aber flachere Flüssigkeitsschichten anwandte als bisher. In der Tat erzielte er, als eine Kultur, die bisher pro Tag 9 mg N nitrifiziert hatte, eine mehr als 4mal vergrößerte Oberfläche erhielt, eine sehr bedeutende Zunahme der Nitrifikation auf 22,7 mg N pro Tag. Im übrigen aber trat der erwartete Effekt durchaus nicht ein, denn statt einer Abnahme trat sogar eine Zunahme der Nitrite ein. Somit mußte die Ursache der Nitrat- bzw. Nitritbildung eine tiefere sein, und es gelang Winogradsky bald festzustellen, daß immer zuerst die Bildung des Nitrites eintritt und meist erst nach dem Verschwinden des Ammoniaks die weitere Oxydation des Nitrites zu Nitrat erfolgt.

Nun war die Frage zu beantworten, ist es ein und derselbe Organismus, der die Nitrit- und die Nitratbildung besorgt, oder ist ein bestimmter Organismus der Nitritbildner, ein anderer der Nitratbildner?

Daß die letztere Möglichkeit zutrifft, wurde schon durch gewisse Erfahrungen wahrscheinlich; wenn nämlich im Stadium der lebhaftesten Nitritbildung aus einer Kultur Tochterkulturen angelegt wurden, so

28) G. u. P. Frankland 1890 Phil. Transactions B 181 107.

fand in diesen nur Nitritbildung statt. Offenbar hatte ein glücklicher Zufall nur den Nitritbildner in die neue Kultur gebracht. Im Verlauf seiner Studien hat nun Winogradsky wirklich den Beweis erbracht, daß es zweierlei Nitrifikationsbakterien gibt, solche, die nur als Nitritbildner, andere, die nur als Nitratbildner funktionieren. Beide halten an ihrer spezifischen Tätigkeit dauernd fest und bedürfen zu deren Ausübung, die einen Ammoniak, die anderen Nitrit; irgendwelche andere stickstoffhaltige Substanzen, wie Harnstoff, Asparagin, Eiweiß etc.[29]), können nicht nitrifiziert werden, und der Nitratbildner kann auch z. B. weder phosphorige noch schweflige Säure oxydieren[30]).

Ueber die Morphologie dieser Organismen müssen wenige Bemerkungen genügen[31]). Der Nitritbildner ist in europäischen Ländern anscheinend derselbe, ein ovales, zeitweise bewegliches Bakterium (Fig. 50 *a*). Ihm stehen die aus Java und anderen außereuropäischen Ländern gewonnenen Formen recht nahe (Fig. 50 *b*); in Amerika wurden auch Kokkenformen gefunden[32]). Die Nitratbakterien sind, soweit sie studiert worden sind, dünne Stäbchen (Fig. 50 *c*).

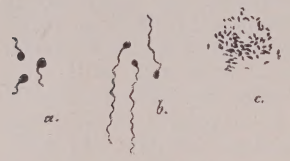


Fig. 50. Salpeterbakterien. *a* Nitritbakterien von Zürich. *b* Nitritbakterien von Java. *c* Nitratbakterien von Quito. Vergr. 1000. Aus Fischer, Vorlesungen über Bakterien, 2. Aufl.

Die Nitrit- und die Nitratbildner machen in bezug auf die Stickstoffverbindung, die sie oxydieren können, wie wir gesehen haben, verschiedene Ansprüche; bezüglich des Kohlenstoffes verhalten sie sich gleich. Beide verlangen durchaus keinen organisch gebundenen Kohlenstoff, ja sie werden sogar von solchem geschädigt. Aus welcher Verbindung decken sie also ihren C-Bedarf? An seine ersten Versuche, in denen einfache Minerallösungen ohne organische Zutaten zur Verwendung kamen, schloß Winogradsky bald solche an, in denen alle verwendeten Materialien, Kulturgefäße wie Kulturflüssigkeiten, auf das sorgfältigste von organischen Verunreinigungen befreit waren, und in denen auch das Eindringen solcher Stoffe aus der Luft verhindert wurde. Die Nitrifikationsbakterien oxydierten in diesen Lösungen den Stickstoff und wuchsen so beträchtlich, daß die Zunahme ihrer organischen Substanz direkt quantitativ bestimmt werden konnte. So fand Winogradsky in vier Kulturen im Laufe von etwa 3 Monaten zwischen 15 und 26 mg organisch gebundenen C. Die bei der Impfung mit Nitrobakterien eingeführte Quantität organischen Kohlenstoffes war dabei unmeßbar klein; die ganze angeführte Menge ist demnach in der Kultur entstanden.

So ist also eine zwar sehr geringe, aber doch absolut sicher konstatierte Zunahme der organischen Substanz erfolgt, die nur auf Kosten der Kohlensäure entstanden sein kann. Und als Quelle der Kohlensäure kommt die Kohlensäure, die aus der Luft in die Nähr-

29) Omelianski 1899 Cbl. Bakt. II 5 473.
30) Omelianski 1902 Cbl. Bakt. II 9 63.
31) Winogradsky 1892 Arch. sc. biol. Pétersbourg 1.
32) Vgl. auch Bonazzi 1919 Bot. Gaz. 68 194.

lösung diffundiert, oder ihr als Bikarbonat zugefügt wird, in Betracht [33]).

Die quantitativen Analysen Winogradskys haben also bewiesen, was schon von Heraeus und Hüppe behauptet worden war, daß die Nitrifikationsbakterien imstande sind, aus Kohlensäure organische Substanz aufzubauen; sie sind also wie die chlorophyllführenden Pflanzen autotrophe Organismen. Anders als die grüne Pflanze assimilieren die Nitrifikationsbakterien die Kohlensäure auch in konstanter Finsternis, wenn ihnen nur Ammoniak bzw. Nitrit zur Verfügung steht, die sie mit Hilfe des Sauerstoffes oxydieren können. Es leuchtet ein, daß die bei der Oxydation des Ammoniaks gewonnene Energie hier die Stelle der Lichtenergie bei den grünen Pflanzen einnimmt, und darum ist auch begreiflich, daß Winogradsky ein bestimmtes Verhältnis zwischen der gebildeten organischen Substanz und dem verbrannten Ammoniak auffand: im Mittel mußte nämlich zum Aufbau von 1 mg organisch gebundenen Kohlenstoffes 35,4 mg Stickstoff verbrannt werden.

Diese Angaben Winogradskys datieren noch aus der Zeit, als er die Verschiedenheiten der Nitrit- und Nitratbildner nicht kannte, sie beziehen sich also auf deren Gesamttätigkeit. Fortschritte bringen Meyerhofs [33]) eingehende Untersuchungen: In seinen Reinkulturen des Nitritbildners wurden unter günstigen Bedingungen, d. h. starker Durchlüftung [34]), passender Azidität und Konzentration der Nährlösung, in 24 Stunden bis zu 4 g Ammoniumsulfat in Nitrit übergeführt; Reinkulturen des Nitratbildners oxydierten in derselben Zeit 4—5 g Nitrit zu Nitrat pro Liter Nährlösung. Die Oxydationskraft ist natürlich von mannigfachen Nebenumständen, so von der Menge des Brennmateriales, von der Ansammlung der Reaktionsprodukte usw. abhängig. — Die Ausbeute in den Reinkulturen des Nitratbildners war eine derartige, daß auf 135 g oxydierten Stickstoff 1 g Kohlenstoff assimiliert wurde. Die kalorimetrisch festgestellte Wärmeentwicklung der Kulturen ergab, daß außer der Oxydation des Nitrites und der Reduktion der Kohlensäure keine energetisch in Betracht kommenden Reaktionen in der Nährlösung sich zeigten. Es war also keine Veratmung organischer Stoffe nachweisbar.

Welches das erste Assimilationsprodukt ist, weiß man nicht. Es ist ja nicht nötig, daß der Prozeß sich in der gleichen Weise vollzieht wie bei den grünen Pflanzen, d. h. daß die CO_2 unter Abspaltung von O_2 verarbeitet wird. Winogradsky glaubte sogar ein entscheidendes Argument gegen diese Möglichkeit zu haben. Er sagte sich, wenn bei der Assimilation Sauerstoff frei würde, so müßte

33) Godlewski 1895 Anzeiger Akad. Krakau. Winogradsky 1904/06 in Lafars Handb. d. techn. Mykol. **3** 162 u. 173. Meyerhof 1916 Pflügers Arch. **164** 353, u. **165** 229, 1917 **166** 240.

34) Diese ist sehr wichtig, weil die Atmung der Nitrifikationsbakterien offenbar stärker als die gewöhnliche Atmung anderer Pflanzen (S. 342) von der Sauerstoffkonzentration abhängt und schon durch verhältnismäßig geringfügige Verminderung gebremst wird. — Auch die Azidität ist wichtig. Ihr Optimum liegt für die Atmung des Nitritbildners bei p_H 8,4—8,8, für die des Nitratbildners bei 8,3—9,3; auf die Abhängigkeit von der richtigen Wasserstoffzahl ist es zurückzuführen, daß ein Zusatz von Karbonat, das sich mit dem CO_2-Druck der Atmosphäre ins Gleichgewicht setzt, für das gute Gelingen der Kulturen von Bedeutung ist. Etwas andere Zahlen geben Gaarder u. Hagem (1922 Ref. Cbl. Bakt. II **57** 129) an: Für den Nitritbildner sollen Minimum, Optimum, Maximum liegen bei p_H 7, 7,8, 8,6; für den Nitratbildner bei 6,5, 7,1, 7,8.

er die Nitrifikation unterhalten können, gerade so gut wie die Atmung der grünen Pflanze durch den bei der Assimilation frei werdenden Sauerstoff ermöglicht wird. Dabei berücksichtigt aber WINOGRADSKY nicht das quantitative Verhältnis zwischen N-Oxydation und C-Assimilation bei den Nitrobakterien, das ja total anders ausfällt als das Verhältnis zwischen Atmung und Assimilation bei der grünen Pflanze; bei den Nitrobakterien würde der im Assimilationsprozeß gebildete Sauerstoff bei weitem nicht zur Deckung der Nitrifikation ausreichen, bei einer grünen Pflanze dagegen liefert die Assimilation viel mehr Sauerstoff als in der Atmung verbraucht werden kann. Also möglich wäre auch bei den Nitrifikationsbakterien die Abspaltung des Sauerstoffes aus der Kohlensäure und die Bildung von Kohlehydraten, und dafür sprechen entschieden bestimmte Befunde MEYERHOFS. Nach WINOGRADSKY könnte sich aber auch aus der Vereinigung von CO_2 und NH_3 direkt Harnstoff bilden, und aus diesem die weiteren organischen Substanzen der Nitrifikationsbakterien entstehen. Ihr Verhalten zu Harnstoff spricht aber nicht für diese Hypothese.

Die Bildung organischer Substanz aus Kohlensäure ist nicht der letzte Punkt, der uns an den Nitrifikationsbakterien interessiert. Von Wichtigkeit ist auch ihr Verhalten zu solchen organischen Substanzen[35]), die ihnen von außen geboten werden. WINOGRADSKY und OMELIANSKI[29]) haben in eingehenderer Weise die Wirkung organischer Substanzen untersucht; ihre Resultate sind in folgender Tabelle zusammengefaßt:

	Nitritbildner		Nitratbildner	
Glukose	0,025–0,05	0,2	0,05	0,2–0,3
Pepton	0,025	0,2	0.8 ·	1.25
Asparagin	0,025	0,3	0,005	0,5–1,0
Glyzerin	$>0,2$	—	0,05	$>1,0$
Harnstoff	>0.2	—	0,5	$>1,0$
Essigsaures Natrium . . .	0,5	$>1,5$	1,5	3,0
Buttersaures Natrium . .	0,5	$>1,5$	0.5	1,0
Fleischbrühe	10,0	20–40	10,0	60,0
Ammoniak	—	—	0,0005	0,015

In jeder ersten Kolumne sind die schwächsten Dosen (in Proz.) angegeben, die die Entwicklung schon hemmen, in jeder zweiten Kolumne die schwächsten Dosen, die sie völlig aufheben Das Zeichen $>$ bedeutet: „mehr", aber vermutlich nicht viel mehr als die folgende Zahl. Man sieht, daß die organischen Substanzen durchaus nicht gleichgültig für die Nitrifikationsbakterien sind, daß vielmehr manche geradezu als Antiseptika wirken. Ihre Wirkung steht vielfach der von Karbolsäure auf die gewöhnlichen Bakterien nicht nach. Die Nitrifikationsbakterien sind hiernach viel extremer autotroph als die grünen Pflanzen; denn diese sind doch wenigstens fakultativ heterotroph und können mit von außen zugeführter organischer Substanz wirtschaften. Man sollte freilich glauben, daß Aehnliches auch bei den Nitrifikationsbakterien erreichbar sei, wenn einmal ihr erstes Assimilationsprodukt bekannt ist.

Das Nitritbakterium ist, wie die eben wiedergegebene Tabelle zeigt, in seiner Atmungstätigkeit gegen viele organische Substanzen, zumal stickstoffhaltige, wie Pepton, Fleischbrühe usw., empfindlicher als das Nitratbakterium. Besonders auffallend ist, wie MEYERHOF findet, seine fabelhafte Empfindlichkeit gegen bestimmte Aminokörper (Guanidin u. a.), die giftiger wirken als Blausäure. Andererseits ist das Nitratbakterium von einer geradezu erstaunlichen Empfindlichkeit gegen freies[36]) Ammoniak. — Gegenüber dem Zucker sind beide Bakterien offenbar etwa gleich empfindlich, durch diesen wird aber nach MEYERHOF nicht sowohl die Atmung als vielmehr das Wachstum gehemmt: Beim Nitritbildner wird z. B. die Atmung noch nicht durch 0,2 Mol. Zucker beeinträchtigt, aber das Wachstum schon durch 0,001 Mol. gehemmt, und ähnliche Zahlen gelten für das Nitratbakterium. Gegen giftige Schwermetalle ist der Nitritbildner empfindlicher, und auch durch Narkotika (Urethan) wird seine Atmung abnorm stark gehemmt[37]).

---

35) Ueber immer wiederkehrende Versuche, Nitrifikationsbakterien in gewöhnliche Fäulnisbakterien überzuführen, s. z. B. BEIJERINCK 1919 Fol. microbiol. 3 91.

36) LÖHNIS Anm. 40. MEYERHOF Anm. 33.

37) Näheres im Original Dort auch Angaben über die Wirkung von An- und Kationen auf die Nitrifikation, sowie über antagonistische Salzwirkungen (Mg entgiftet Alkali usf.).

In der Natur finden im gut durchlüfteten Erdboden Nitrit- und Nitratbildung fast immer gleichzeitig statt. So große Mengen freies Ammoniak, daß dadurch die Nitratbildung unterdrückt würde, sind eben offenbar nur ausnahmsweise vorhanden[38]). Eine allzu reichliche Ansammlung von organischer Substanz (Exkremente von Tieren, N-haltige Abbauprodukte von Eiweißkörpern) im Boden muß, wie aus den oben mitgeteilten Tatsachen hervorgeht, die gesamte Nitrifikation hemmen oder gar unmöglich machen, und das ist von Bedeutung für die grünen Pflanzen, weil andernfalls die gebildeten Nitrate vielleicht nicht diesen, sondern denitrifizierenden Gärungserregern zum Opfer fielen. Geringe Mengen organischer Stoffe aber, wie sie gemeiniglich im Boden vorliegen, beeinträchtigen notorisch die Nitrifikation nicht, sie können sogar fördernd wirken. Nach Coleman[39]) dürfte Zucker, falls in minimaler Menge geboten, nicht schaden, sondern nützen, und nach Makrinoff und anderen Forschern wirkt Bodenextrakt, d. h. Humuskörper, günstig auf die Nitrifikation, wenigstens dann, wenn gleichzeitig für gute Luftzufuhr gesorgt wird[40]).

An dieser Stelle sei noch hervorgehoben, daß die Nitrifikationsbakterien nicht bloß im Boden[41]) ihre Tätigkeit entfalten, wo ihnen durch die Düngung Ammoniak geliefert wird, sondern daß sie sich auch am Meeresboden vorfinden, wo Thomsen[42]) wenigstens die Nitritbildner verbreitet fand, die Nitratbildner aber nur in der Nähe der Küste nachgewiesen hat. Außerdem siedeln sich, wie schon Winogradsky festgestellt hat, die Nitrifikationsbakterien auch auf nacktem, kalkhaltigem Gestein an. Sie führen hier die geringen Mengen von gebundenem Stickstoff, die ihnen der Regen aus der Luft mitbringt, in Salpetersäure über, zersetzen aber auch den Kalk und machen dadurch den Felsboden für höhere Pflanzen zugänglich. So sind sie also die ersten Besiedler des Kalkfelsens, und es wird wenigstens durch die Nitratbildner unabhängig vom Licht und unabhängig von anderen Organismen organische Substanz gebildet. Da Ammoniak wohl stets von Organismen abstammt, so gilt das für die Nitritbildner nicht; den Nitratbildnern stehen ja aber die durch elektrische Entladungen in der Luft gebildeten Nitritmengen zur Verfügung.

Wir wenden uns zu den **Eisenbakterien.** Winogradsky[43]) wies nach, daß sie die in der Natur vorkommenden Eisenoxydulsalze auf-

38) Boullanger u. Massol hatten angenommen, daß die schädigende Wirkung des Ammoniaks nur die Entwicklung des Nitratbildners treffe, während die erwachsenen Zellen viel weniger empfindlich seien. 1903/4 Ann. Inst. Pasteur **17** 492; **18** 180.

39) 1908 Cbl. Bakt. II **20** 401.

40) Makrinoff 1909 Cbl. Bakt. II **24** 415. Vgl. zu dieser Frage noch u. a. Löhnis 1904 Cbl. Bakt. II **12** 262 u. Niklewski 1910 ebenda **26** 388.

41) Barthel 1919 Cbl. Bakt. II **49** 382 und 1921 Ref. ebenda **54** 141 (Abh. d. Nitrifikation vom p_H des Bodens). Gainey 1917 Soil sc. **3** 399. Arnd 1919 Cbl. Bakt. II **49** 1 (Nitrifikation in Moorböden). Hesselmann 1917 Medd. fr. Stat. Skogsf. Stockholm (Nitrifikation in Waldboden). Lipman 1912 Cbl. Bakt. II **33** 305 (Einfluß von Salzen auf Nitrifikation). Stewart 1918 ebenda **36** 477 u. Hall 1921 Soil sc. **12** 301 (Klima und Nitrifikation). Lemmermann 1920 Cbl. Bakt. II **50** 33 (Jahreszeit und Nitrifikation).

42) Thomsen 1907 Ber. Bot. Ges. **25** 16. Brandt 1915 Nova Acta Leop. **100** 56 und zit. in Anm. 19 S. 236.

43) Winogradsky 1888 Bot. Ztg. **46** 261, u. 1922 zit. in Anm. 1. Mit jugendfrischer Energie betont hier der Altmeister der Erforschung autotrophen Bakterienlebens, daß es nicht zulässig ist, jedes beliebige Bakterium, das Eisenoxyd speichert, als Eisenbakterium zu bezeichnen. Nicht die Speicherung des Eisens in der Zell-

nehmen und intrazellular in Oxyde überführen und auf diese Weise Energie gewinnen. Auch sie gehören also zu den „Anorgoxydanten". Er beobachtete, daß sie das Oxyd wieder ausscheiden, und an einer ganz bestimmten Stelle, nämlich in ihrer Scheide, ablagern, und daß es in der Scheide nur dann gespeichert wird, wenn diese noch von lebenden Zellen erfüllt ist. Die Winogradskyschen Anschauungen wurden eine Zeitlang verlassen, als Molisch[44]) gelehrt hatte, daß eine dieser Formen, nämlich Leptothrix ochracea, ein Saprophyt ist, der organische Substanz (Manganpepton) braucht, von Eisenoxydul aber ganz unabhängig ist; wohl oxydiert er es, wenn es ihm dargeboten wird und lagert es in den Scheiden ab; allein er soll keinen Nutzen von dieser Oxydation haben. Demgegenüber hat aber dann Lieske[45]) gezeigt, daß in eisenoxydulhaltigen Gewässern Formen vorkommen, die sich genau so verhalten, wie Winogradsky angenommen hatte. Genauer untersucht hat er zunächst Spirophyllum tenue. Er konnte zeigen, daß es nicht nur die Oxydation von Ferrosalzen notwendig zum Leben braucht, sondern daß es auch die dabei gewonnene Energie benutzt, um CO_2 zu assimilieren, daß es also ein typischer autotropher Organismus ist. Gleiches gilt, wie derselbe Forscher später zeigte, auch für Leptothrix, die ebenfalls in rein mineralischer Nährlösung bei Zufuhr von Eisenoxydulsalzen als Energiequelle auf Kosten von Kohlensäure leben kann. Die Resultate Molischs, die dem zu widersprechen scheinen, sind damit zu erklären, daß Leptothrix kein obligat-autotrophes Wesen ist, sondern auch heterotroph leben kann. Das Eisen kann, wie schon Molisch gezeigt hatte, im Stoffwechsel von Leptothrix durch Mangan ersetzt werden. — Neben diesen Bakterien kommen dann am gleichen Ort auch noch andere Organismen (Pilze, die zur Gattung Citromyces gehören) vor, die wesentlich andere Eigenschaften haben. Sie reduzieren Ferri- zu Ferrosalzen und arbeiten damit den echten Eisenbakterien in die Hand. Ob es sich bei der Reduktion des Eisens um Sauerstoffgewinn handelt, weiß man noch nicht sicher. Es steht aber fest, daß diese Pilze organische Substanzen zu ihrer Ernährung bedürfen.

Wasserstoffoxydierende Bakterien sind von Kaserer, Lebedeff und Niklewski studiert und von Ruhland[46]) eingehend untersucht worden. Niklewski hat 2 Formen in Reinkultur erhalten (Hydrogenomonas vitrea und flava), die einzeln nur bei beschränktem Sauerstoffzutritt leben und dann Wasserstoff verbrennen können. Dadurch werden sie befähigt, CO_2 zu assimilieren. Von den meisten autotrophen Bakterien unterscheiden sie sich durch ihre fakultative Heterotrophie; sie können nämlich bei geeigneter organischer Ernährung auch ohne Wasserstoff existieren, und die organischen Stoffe dienen dann sowohl für den Aufbau des Körpers als auch

hülle, vielmehr die Aufnahme des Oxyduls in das Protoplasma, seine Oxydation im Innern und die Ausscheidung des Oxyds ist das maßgebende. — Auch gewisse Algen speichern Eisenoxyd in ihrer Zellwand. Solche Erscheinungen haben keine ernährungsphysiologische, höchstens ökologische Bedeutung; z. B. Naumann 1919 Ark. f. Bot. **26** 1. Cholodnyj 1922 Ber. Bot. Ges. **40** 326.

44) Molisch 1910 Die Eisenbakterien. Jena.

45) Lieske 1911 Jahrb. wiss. Bot. **49** 91; ebenda **50** 328; 1919 Cbl. Bakt. II **49** 413.

46) Kaserer 1906 Cbl. Bakt. II **16** 681 u. 769. Lebedeff 1909 Ber. Bot. Ges. **27** 598. Niklewski 1910 Jahrb. wiss. Bot. **48** 113, u. 1914 Cbl. Bakt. II **40** 430. Ruhland 1922 Ber. Bot. Ges. **40** 180.

für den abbauenden Stoffwechsel. — Eine weitere Form, Hydrogenomonas agilis, vermag den zur H_2-Oxydation erforderlichen Sauerstoff auch Nitraten zu entnehmen; noch eine andere reduziert zu diesem Zwecke Sulfate. Ein anaerobes heterotrophes Leben ohne Wasserstoff ist all diesen Bakterien auch dann nicht möglich, wenn man ihnen Salpeter bietet; der aus diesem frei gemachte O_2 kann also hier nicht, wie bei der üblichen Denitrifikation, zur Oxydation organischer Stoffe verwertet werden. Uebrigens gibt es auch Wasserstoff-oxydierende Bakterien, die nur bei Sauerstoffzutritt denitrifizieren können.

Einen Fortschritt in diesen Fragen bringt Ruhland[46]: Viele als heterotroph schon lange bekannte und auch neu beschriebene Bakterien, z. B. Bac. pycnoticus, vermögen die Energie des freien Wasserstoffes zur Kohlensäureassimilation auszunutzen. Dabei wird nicht etwa zuerst die Kohlensäure hydriert und dann das Hydrierungsprodukt verbrannt, vielmehr katalysieren die Bakterien die typische Knallgasreaktion[47], und gewinnen so die Energie zur Reduktion der Kohlensäure. Hierbei wird Sauerstoff frei und alsbald wieder zur Verbrennung des Wasserstoffes mitverwendet. Außerdem unterhalten diese Bakterien eine typische Kohlensäureatmung. Für ihre Kohlensäureassimilation ist Eisen unbedingt erforderlich (Ferrobikarbonat), und zwar in größerer Menge als für heterotrophes Leben. Vermutlich besteht, ganz ebenso wie bei den Chlorophyllpflanzen, der Uebergang der Kohlensäure in einen Akzeptor (s. S. 192) in einer „Eisenkatalyse an Oberflächen". Denn je weniger Eisen zugeführt wird, um so geringere Mengen von Blausäure genügen, um die Assimilation um einen bestimmten Betrag herabzusetzen. Auch andere Narkotika, z. B. Urethane, hemmen die Assimilation, diese aber, anders als die viel stärker wirkende Blausäure, gemäß ihren Adsorptionskoeffizienten (S. 193). — Die Knallgasverarbeitung, deren Optimum bei schwach alkalischer Reaktion liegt, findet übrigens nur bei Gegenwart von Kohlensäure statt.

Methanvergärung. Bacterium methanicum[48], ein überall in Erdboden, Sumpfwasser usw. verbreitetes Kurzstäbchen, ist auf die Oxydation von Methan eingestellt. Es gedeiht am besten bei Zufuhr von viel Methan, aber vermindertem Sauerstoffdruck, und kann auch durch andere organische Stoffe ernährt werden.

Endlich ist darauf hinzuweisen, daß Bakterien und Strahlenpilze beschrieben worden sind, welche Kohlenoxyd verbrennen und sich so die nötige Energie beschaffen[49].

---

47) $H_2 + O_2 \rightarrow H_2O_2$; $H_2O_2 + H_2 \rightarrow 2\,H_2O$.

48) Söhngen 1906 Cbl. Bakt. II **15** 513 (Archives néerl. **11** 307). Kaserer 1906 Cbl. Bakt. II **16** 681. Münz 1915 Diss. Halle. Ueber die chemische Seite der CH_4-Oxydation s. Wieland 1912 Ber. Chem. Ges. **45** 26 026.

49) Kaserer 1906 Cbl. Bakt. II **16** 769. Lantzsch 1922 Cbl. Bakt. **57** 309. Die Verbrennung dürfte nach folgendem Schema verlaufen:

$$CO + H_2O \rightarrow H_2CO_2 \text{ (Ameisensäure)}$$
$$2\,H_2CO_2 + O_2 \rightarrow 2\,CO_2 + 2\,H_2O \text{ (Wieland a. a. O. S. 679).}$$

18. Kapitel.

Stickstoffbindung. Symbiose und Metabiose. Kreislauf des Kohlenstoffes und des Stickstoffes.

Wir haben im 16. Kapitel gesehen, daß unter dem Einfluß von Mikroorganismen freier Stickstoff aus Salpetersäure abgespalten werden kann. Da früher Organismen, die den Stickstoff zu binden vermögen, nicht bekannt waren, glaubte man, daß fortgesetzte solche Verluste an gebundenem Stickstoff schließlich die Existenz lebender Wesen auf der Erde unmöglich machen müßten [1]).

Stickstoffbindung. Tatsächlich ist aber schon lange bekannt, daß in gewissen Ackerböden eine meßbare Anreicherung an gebundenem Stickstoff stattfindet, und bereits 1892 stellte BERTHELOT [2]) fest, daß diese N-Bindung eine Leistung von Organismen sein müsse, da sie nach Erwärmung des Bodens auf 100° zum Stillstand kommt. Die ersten zuverlässigen Studien über diese Bakterien verdanken wir WINOGRADSKY.

WINOGRADSKY [3]) verwendete bei seinen Studien über die stickstoffbindenden Organismen eine Nährlösung, die neben Glukose die üblichen Nährsalze enthielt, aber frei von allen Stickstoffverbindungen war. Nachdem die Kulturflüssigkeit mit etwas Ackererde geimpft war, zeigte sich bald eine lebhafte Buttersäuregärung, und es traten rundlich-höckerige Bakterienzooglöen auf. Wurde die Säure neutralisiert, so ging die Gärung weiter, bis der Zucker aufgebraucht war. Daß dabei, abgesehen von den Gärprodukten, die Flüssigkeit eine wesentliche Veränderung erfahren hatte, das zeigte sich daran, daß nach vollendeter Gärung zunächst Pilze auftraten, und daß sich schließlich, nachdem die Schimmel die Buttersäure verzehrt hatten, auch grüne Algen einstellten. Alle diese Organismen waren anfangs in der Flüssigkeit nicht existenzfähig, weil es an gebundenem Stickstoff fehlte; ihr Auftreten nach der Gärung machte daher schon die Gegenwart von gebundenem Stickstoff wahrscheinlich, und die chemische Analyse stellte sie sicher.

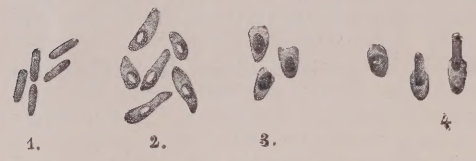


Fig. 51. Clostridium Pasteurianum. *1.* Vegetative Stäbchen. *2.* Sporenhaltige Spindelstäbchen. *3.* Aufgerissene Spindelstäbchen mit Sporen. *4.* Keimende Sporen. (Nach WINOGRADSKY.) Aus FISCHER, Vorlesungen über Bakterien, 2. Aufl.

Die mikroskopische Untersuchung ergab nun 2 Fadenbakterien und ein Clostridium (d. h. ein Bakterium, das bei der Sporenbildung spindelförmig anschwillt). Leicht gelang es, die Fadenbakterien zu isolieren und zu kultivieren, denn sie zeigten sich als gewöhnliche Saprophyten, die freilich in Beziehung auf Stickstoff außerordentlich geringe Ansprüche machen, aber nicht imstande sind, selbst Stickstoff

1) Vgl. BUNGE 1889 Lehrbuch d. physiol. Chemie. 2. Aufl. S. 21. Leipzig.
2) BERTHELOT 1892 Compt. rend. 115 569.
3) WINOGRADSKY 1895 Arch. des sciences biologiques St. Pétersbourg 3.

zu binden; auch sind sie nicht die Ursache der Buttersäuregärung. So konzentrierte sich das Interesse auf die dritte Form, das Clostridium Pasteurianum (Bac. amylobacter, Fig. 51), das wir schon kennen. Seine Isolierung gelang, als man es im luftleeren Raum auf Karotten aussäete. Wurde es aber in Reinkultur von diesem Substrat wieder in die ursprüngliche stickstofffreie Nährlösung gesetzt, so blieb Gärung und Stickstoffbindung zunächst aus. Beide aber traten sofort ein, wenn Winogradsky die zwei in der Zoogloea mit dem Clostridium vereinigten Bakterien beigab, oder wenn er den Sauerstoff ausschloß. Damit war die Bedeutung der Bakterien erkannt. Nur das Clostridium vermag Stickstoff zu binden. Es ist eine anaerobe Form und kann deshalb in Reinkultur nur bei Sauerstoffabschluß gedeihen. In der Natur aber kann es auch in den durchlüfteten oberen Partien des Ackerbodens leben, wenn die beiden anderen mit ihm vergesellschafteten oder auch andere aerobe Bakterien es vor der Wirkung des Sauerstoffes schützen. Dabei haben diese beiden Bakterien keine spezifische Funktion zu erfüllen, sie können deshalb durch andere sauerstoffverzehrende Organismen, also z. B. durch Pilze, ersetzt werden. Doch wird nicht jeder beliebige Organismus in gleicher Weise geeignet sein, eine solche schützende Rolle zu spielen. Vor allem muß der schützende Organismus zuerst in dem Kulturmedium mit seiner Tätigkeit beginnen, er muß zunächst einmal den Sauerstoff verzehren, dann erst kann Clostridium mit der Stickstoffbindung einsetzen; für den Anfang also muß der schützende Organismus gebundenen Stickstoff in der Nährlösung vorfinden, späterhin sorgt dann das Clostridium für ihn. Dann werden Organismen, welche sehr geringe Anforderungen an gebundenen Stickstoff stellen, die günstigsten Begleiter für das Clostridium sein. Das trifft denn auch bei den beiden Bakterien der Zoogloea zu, ihnen genügt die Spur von Stickstoff, die als Verunreinigung der benutzten Reagentien nicht vollkommen zu vermeiden ist, doch konnte Winogradsky zeigen, daß eine anfängliche kleine Zugabe von Ammoniak oder Salpetersäure die Gärung und die Stickstoffbindung viel rascher in Zug kommen läßt.

Unter Benutzung seiner bisherigen Erfahrungen hat dann Winogradsky das Clostridium Pasteurianum ein zweites Mal viel schneller und sicherer in folgender Weise isoliert. Er brachte eine Spur Gartenerde in die stickstofffreie Nährlösung und ließ dieselbe von einem Strom von Stickstoff durchfließen. Ein Tropfen dieser Lösung wurde nach einiger Zeit in eine identische frische Nährlösung übertragen, und dieser Prozeß mehrfach wiederholt. Die letzte Kultur wurde, nachdem das Clostridium Sporen gebildet hatte, auf 80° erwärmt, um alle etwa noch vorhandenen Beimengungen zu töten. Das Resultat war dann in der Tat ein reines Sporenmaterial von Clostridium.

In welcher Weise nun aber die hier stattfindende Stickstoffassimilation sich vollzieht, ist noch unbekannt. Wir kennen weder die ersten noch die letzten Assimilationsprodukte, wir wissen nicht, ob Ammoniak[4]) gebildet und weiter verarbeitet wird, oder ob sofort eine komplizierte N-haltige Substanz entsteht. Nach Winogradsky ist der Stickstoff der Hauptsache nach in unlöslicher organischer

4) Das nahm Reinke an. Auch Wieland glaubt, daß der Stickstoff als Wasserstoffakzeptor fungiert; nach ihm dürfte die Hydrierung über Hydrazin führen: $N_2 + H_2 \rightarrow HN=NH + H_2 \rightarrow H_2N-NH_2 + 2H \rightarrow 2NH_3$.

Form und nur in geringer Menge als lösliche, auch in der Nährlösung auftretende Verbindung zu finden. Die letztere, die vielleicht nur beim Tode der Clostridiumzellen frei wird, dient dann anderen Organismen als Nahrung.

Clostridium Pasteurianum ist also ein Anaerobiont. Es vergärt Rohrzucker, Dextrose, Lävulose und einige andere Kohlehydrate, nicht aber Stärke, Zellulose, Milchzucker und höhere Alkohole. Als Gärprodukte treten Buttersäure und Essigsäure einerseits (ca. 45 Proz. des Zuckers), Kohlensäure und Wasserstoff andererseits (55 Proz. des Zuckers) auf [5]). Die Gärung dient als Energiequelle, insbesondere auch zur Bindung des atmosphärischen Stickstoffes; so ist es erklärlich, daß bestimmte zahlenmäßige Beziehungen zwischen Zuckerverbrauch und Stickstoffgewinn bestehen. In Winogradskys Kulturen wurde 1 g Zucker vergoren auf 2,5—3 mg gebundenen Stickstoff.

Im Anschluß an Winogradsky ist dann gezeigt worden, daß in vielen Ackerböden Bakterien von ähnlicher Gestalt und ähnlicher Lebensweise und Leistung wie das Clostridium Pasteurianum vorkommen [6]) und auch im Meer nicht fehlen [7]). Bredemann [8]) hat dann alle diese Bakterien unter dem alten Namen Bacillus Amylobakter zusammengefaßt.

In der Folgezeit wurde dann ein durch seine Größe ausgezeichnetes und in seinem Habitus an eine farblose Kyanophycee erinnerndes, von Beijerinck [9]) entdecktes Bakterium (Azotobakter chroococcum [10]) als besonders wichtiger N-Binder erkannt; seine Befähigung zur N-Bindung konnte von Gerlach und Vogel und A. Koch [11]) festgestellt werden. Zum Unterschiede von Clostridium lebt Azotobakter aerob und ist in seinen Ansprüchen an organische Nahrung nicht so wählerisch wie Clostridium. Er kann auf Zucker existieren, doch wirken Mannit, propionsaure Salze und andere organische Stoffe ebenso günstig; sie werden in normaler Atmung verbrannt. Die Stickstoffbindung dieses Bakteriums übertrifft die des Clostridium nicht unbeträchtlich; sie findet nur statt, solange die Bakterien noch wachsen [12]), und wird durch gewisse organische und anorganische [13]) Bestandteile des Bodens mächtig gefördert. Während Clostridium auf 1 g Zucker 2—3 mg N-Gewinn ergab, erhielt Koch [12]) bei Azotobakter bis zu 80 mg N. Im übrigen weiß man über den Chemismus der N-Bindung durch Azotobakter ebensowenig wie über den durch

5) Winogradsky 1902 Cbl. Bakt. II **9** 43. Folpmers 1922 Ref. ebenda **57** 131.

6) Vgl. Haselhoff u. Bredemann 1906 Landw. Jahrb. **35** 381. H. Pringsheim 1906 Cbl. Bakt. II **16** 795 (Cl. americanum).

7) Keutner 1904 Wiss. Meeresuntersuchungen N. F. 8. Kiel.

8) Bredemann 1909 Cbl. Bakt. II **23**. Dazu Lichtenstein u. Pringsheim 1913 Cbl. Bakt. **36** 468.

9) Beijerinck 1901 Cbl. Bakt. II **7** 561.

10) Morphologie von Azotobakter: Prazmowski 1912 Cbl. Bakt. II **33** 292, u. 1912 Bull. acad. sc. Crac. B 87 u. 175. Omelianski 1911 Cbl. Bakt. II **29** 643 (Pigmentbildung). Bonazzi 1915 Journ. agr. res. 4 225. Löhnis u. Smith 1923 ebenda **23** 401. Die pleomorphistischen Anschauungen dieser Forscher konnten von Niemeyer 1923 (Diss. Münster) nicht bestätigt werden.

11) Gerlach u. Vogel 1902 Cbl. Bakt. II **8** 669. A. Koch 1902 Verhandl. Naturf. Ges. Karlsbad. Allg. Teil. Beijerinck 1908 Ref. Cbl. Bakt. II **22** 443.

12) Koch 1911 Cbl. Bakt. II **31** 570.

13) Remy 1911 Cbl. Bakt. II **30** 349. Kaserer ebenda **31** 577; **30** 509. Rösing ebenda **33** 618. Krzemieniewski 1907 Bull. acad. sc. Cracovie 646 u. 1908 445. Söhngen 1913 Cbl. Bakt. II **38** 621 (Einfluß von Kolloiden auf N-Bindung). Hanzawa 1914 l. c. **41** 573.

Clostridium Pasteurianum. Die Verbreitung des Azotobakter ist eine recht große, auf dem Land [14]), im süßen [15]) und Salzwasser [16]) findet er sich häufig.

Außer den genannten existieren noch eine Menge anderer Bakterien, für die Stickstoffbindung behauptet wird, so für Bacillus astrosporus [17]) und für thermophile Formen [18]).

Auch ist die Erfahrung gemacht worden, daß das Vermögen, Stickstoff zu binden, bei Ernährung mit gebundenem Stickstoff leicht verloren geht, durch Kultur mit Zusatz von Boden aber regeneriert werden kann [19]). Demnach läßt sich erwarten, daß noch manche Bakterien, die auf den ersten Blick nichts von N-Bindung wahrnehmen lassen, doch noch zu den N-Bindern gezählt werden dürften.

In der Natur finden diese Bakterien im Boden, bzw. im Seewasser nicht so viel organische Stoffe, als sie zur optimalen Ausübung der Stickstoffbindung bedürfen. Es ist darum von Interesse, zu erfahren, daß sie sich mit anderen Bakterien vergesellschaften, die aus Zellulose und aus Agar ihnen den nötigen Zucker frei machen [20]). Auch Oxysäuren, die bei aerober Zellulosezersetzung auftreten sollen, nennt Söhngen [21]) als gute C-Quelle für Azotobakter. Außerdem wird ihnen auch durch grüne und blaugrüne Algen Zucker geliefert. Daß diese Algen [22]) selbst Stickstoff binden können, ist nie sicher nachgewiesen worden. Unter günstigen Umständen wird die Stickstoffbindung im Ackerboden recht ansehnlich. Um einen Begriff von ihrer Intensität im Acker zu geben, führen wir Erfahrungen J. Kühns [23]) an. Dieser konnte auf einem bestimmten Felde bei 20 Jahre lang fortgesetzter Aussaat von Winterroggen *ohne Stickstoffdüngung* doch dauernd günstige, ja sogar steigende Ernten erzielen. Das beweist aber, daß jährlich mehr Stickstoff im Boden gebunden als durch die Ernte entfernt wurde; und da der Roggen *selbst* zu einer Stickstoffbindung nicht befähigt ist, da ferner der mit den Niederschlägen dem

14) In sauren Böden fehlt er; wird er in einem Ackerboden vermißt, so zeigt das an, daß dem Acker Kalk fehlt. Loew 1914 Landw. Jahrb. **46** 161. Christensen 1915 Cbl. Bakt. II **43** 1, u. 1922 Zeitschr. f. Pflanzenernährung A **1** 215. Lipman 1916 Cbl. Bakt. II **44** 481 (geographische Verbreitung in Wüsten, Tropen usf.). Vgl. auch S. 163.

15) Fischer 1916 Cbl. Bakt. II **46** 304. (In Teichen sollen als N-bindende Bakterien B. radiobacter (soll mit B. pneumoniae verwandt sein) und B. aerobacter (zur Gruppe des Bact. coli gehörig). deren N-Bindungsvermögen aber erst sicherzustellen sein dürfte, wichtiger als Azotobakter sein. Dazu Hofer 1917 ebenda **47** 632 („Azotobakterteiche").

16) Keutner 1904 zit. in 7.

17) Bredemann Cbl. Bakt. II **22** 44. Ein ganzes Heer angeblich N-bindender Bakterien nennt Emerson 1917 Soil sc. **3** 415. Siehe auch Löhnis 1910 Handb. d. landw. Bakteriol. Berlin.

18) H. Pringsheim 1911 Cbl. Bakt. II **31** 23.

19) H. Pringsheim 1908 Ber. Bot. Ges. **26a** 547. Bredemann 1909 Cbl. Bakt. II **23** 41.

20) Koch 1910 Cbl. Bakt. **27** 1; **31** 567. Pringsheim 1910 Cbl. Bakt. **26** 221, 227 u. 1913 Mitt. d. deutsch. landw. Ges. 295 (Zusammenarbeit von Bac. methanicus, vgl. S. 375, und Cl. Pasteurianum); Schmidt 1921 Cbl. Bakt. II **52** 281. Ueber die Frage, ob Azotobakter während des Lebens N-Verbindungen sezerniert, die Mitbewohnern seiner Standorte zugute kommen könnten, s. Moler 1915 Bot. Notiser **11** 3.

21) 1914 Cbl. Bakt. II **40** 545.

22) Oes sucht (1913 Zeitschr. f. Bot. **5** 145) wahrscheinlich zu machen, daß Azolla durch die in ihr lebende Kyanophycee Anabaena zur Stickstoffbindung befähigt werde.

23) J. Kühn 1901 Fühlings landw. Ztg. **1** 2. Ref. 1901 Cbl. Bakt. II **7** 601.

Boden zukommende gebundene N auch nicht annähernd den Verlust durch die Ernte deckt (vgl. S. 236), so muß notwendigerweise im Boden atmosphärischer Stickstoff gebunden werden. Gleichzeitiges Vorkommen von Azotobakter und Clostridium Pasteurianum im selben Boden wird gute Stickstoffbindung gewährleisten, da sich beide in ihrem Sauerstoffbedarf unterscheiden und außerdem ersterer die von letzterem gebildete Buttersäure verarbeitet, und so einer schädlichen Ansammlung vorbeugt [24]).

Auch für einige Schimmelpilze ist von Puriewitsch und Saida [25]) Stickstoffbindung angegeben worden. Die Zunahme an gebundenem Stickstoff in den Kulturen war aber gering und konnte von anderen Autoren nicht bestätigt werden [26]). Ob neuere Arbeiten [27]) in sicherer Weise die Stickstoffbindung bei Schimmelpilzen erwiesen haben, sei dahingestellt.

Wenn in allen Ackerböden eine so lebhafte Stickstoffbindung vor sich ginge wie in den Kühnschen Versuchsfeldern, dann wäre eine künstliche N-Düngung überhaupt nicht nötig. Die Erfahrung zeigt aber das Gegenteil: im allgemeinen ist Stickstoffdüngung unentbehrlich, und nur die Leguminosen machen hierin eine Ausnahme. Sie spielen im landwirtschaftlichen Betriebe eine besondere Rolle, nicht nur weil sie auf dem sterilsten Sandboden ohne Stickstoffdüngung fortkommen, sondern weil sie auch diesen Boden noch verbessern und zur Kultur von Nicht-Leguminosen geeignet machen. Diese Eigenschaften der Leguminosen waren zum Teil schon im Altertum [28]) bekannt, scharf erfaßt aber wurden sie erst von Schultz-Lupitz [29]), der auf dem sandigen Boden seines in der Mark gelegenen Gutes nach bloßer Mineraldüngung ohne Stickstoffzusatz 15 Ernten von Lupinen hintereinander erzog, ohne eine Abnahme in ihrem Wuchse zu bemerken. Auch beobachtete er, daß die Lupine, als Vorfrucht gebaut, die Ernte der Halmfrüchte verdoppelt bis verdreifacht. Bei diesen Resultaten blieb Schultz nicht stehen, er sorgte auch für eine analytische Stickstoffbestimmung des Bodens, die folgendes Resultat ergab:

1. Eine seit 15 Jahren weder gedüngter noch beackerter, als wilde Schafweide benutzter Acker hatte N in Proz.:

Ackerkrume	bis zu 6″	Tiefe	0,027
Untergrund	8—24″	„	0,021

2. Derselbe Boden, seit 15 Jahren mit Lupinen bebaut und nur mit Mineraldünger versehen:

Ackerkrume	bis zu 8″	Tiefe	0,087
Untergrund	8—24″	„	0,025

24) Omelianski 1919 Cbl. Bakt. II **49** 473. Hier auch Angaben über Verbreitung von Azotobakter. — Eine gute Zusammenfassung der Bedeutung N-fixierender Bakterien gibt Düggeli 1917 Vierteljahresschr. Naturf. Ges. Zürich **62** 394. Vgl. noch Fischer 1915,16 Arch. f. Hydrobiol. **10** 417. Greaves 1918 Soil sc. **6** 163. Ueber N-Bindung im Wald: Weis 1917 Ref. Cbl Bakt. II **47** 634. Unterdrückung der N-Bindung durch Humussäuren: Fischer 1921 ebenda **54** 481.

25) Puriewitsch 1895 Ber. Bot. Ges. **13** 342. Saida 1901 ebenda **19** 107.

26) Koch in Lafar, Mykologie **3** 12. Czapek 1902 Beitr. z. chem. Physiol. u. Pathol. **2** 559.

27) Froelich 1907 Jahrb. wiss. Bot. **45** 256. Stahel 1911 Jahrb. wiss. Bot. **49** 579. Ternetz 1907 Jahrb. wiss. Bot. **44** 353. Latham, Torrey Bot. Club Bull. **36** 235. Vgl. die kritischen Bemerkungen von A. Koch 1912 Zeitschr. f. Bot. **4** 715. Goddard 1913 Bot. Gaz. **56** 249 hatte negative Ergebnisse.

28) Plinius, Historia naturalis 18. Buch; zit. nach Mitteilung von A. Ursprung.

29) Schultz-Lupitz 1881 Landw. Jahrb. **10** 777.

Es ist also ein beträchtlicher Stickstoffgewinn in den höheren Bodenschichten zu verzeichnen, und diesen bestätigte später auch Frank[30]), als er die gleichen Aecker nach 20-jähriger Lupinenkultur prüfte.

Die Agrikulturchemiker waren durch die Darlegungen von Schultz zur Ueberzeugung gekommen, daß den Leguminosen, speziell den Lupinen, die Fähigkeit zukommen muß, den atmosphärischen Stickstoff zu binden. Die Botaniker dagegen konnten sich auf einen Versuch Boussingaults berufen, an dessen Exaktheit nicht zu zweifeln ist, und der beweist, daß Bohnen und Lupinen, die in einem von Stickstoffverbindungen freien Boden keimen, und denen außer dem atmosphärischen Stickstoff andere Stickstoffquellen nicht zur Verfügung stehen, nach längerer Dauer des Versuches weder eine Zu- noch eine Abnahme in ihrem Stickstoffgehalt erfahren. Dieser Versuch beweist aber keineswegs die Unfähigkeit der Leguminosen, Stickstoff zu binden, generell, sondern nur unter den Bedingungen des angeführten Experimentes. Somit stehen die Versuche von Boussingault nicht im Gegensatz zu den klassischen Versuchen von Hellriegel und Wilfarth, obwohl diese letzteren den definitiven Beweis für die **Stickstoffbindung durch Leguminosen** erbracht haben.

Hellriegel und Wilfarth[31]) benutzten als Kultursubstrat reinen Quarzsand, der ohne Mineralzusätze unfruchtbar war. Die zu untersuchenden Leguminosen verglichen sie auf das sorgfältigste mit Zerealien (Hafer und Gerste), für welche festgestellt wurde, daß sie nur bei Zugabe von Nitrat zu gedeihen vermögen und andere Stickstoffquellen als die in den Boden gebrachten, also vor allem den atmosphärischen Stickstoff, nicht zu benutzen wissen.

Wenn der Sandboden durch Erhitzen von Mikroorganismen befreit war und fernerhin steril erhalten wurde, verhielten sich die Leguminosen (Serradella, Erbse, Lupine) ganz in der gleichen Weise wie die Zerealien, ein Gedeihen fand also nur bei Zugabe von Nitraten statt. Das stimmt mit dem Verhalten der Leguminosen in dem oben erwähnten Versuch Boussingaults. — Eine prinzipielle Aenderung aber trat ein, wenn dem sterilen, stickstofffreien Boden eine geringe Menge eines aus passendem Kulturboden bereiteten Aufgusses beigegeben wurde; dann ergab die Ernte einen beträchtlichen Stickstoffgewinn, der nur auf Verwendung des atmosphärischen Stickstoffes beruhen konnte. Ein zahlenmäßiges Beispiel mag das beleuchten:

	Ohne Bodenaufguß		Mit Bodenaufguß	
	Trockengewicht	Stickstoffgewinn	Trockengewicht	Stickstoffgewinn
	g	g	g	g
Serradella . .	0,092	— 0,022	16,864	+ 0,326
Lupine . . .	0,919	— 0,049	44,718	+ 1,077
Erbse	0,779	— 0,025	17,616	+ 0,449

Wurde aber anstatt mit Leguminosen mit Hafer experimentiert, so blieb jeder Erfolg des Bodenaufgusses aus.

30) Frank 1888 Landw. Jahrb. 17 441. (Die Ernährung der Pflanzen mit Stickstoff. Berlin.)

31) Hellriegel u. Wilfarth 1888 Untersuchungen über die Stickstoffnahrung der Gramineen und Leguminosen. (Beil. z. Zeitschr. d. Vereins für die Rübenzuckerindustrie.) Berlin.

Der Einfluß des Bodenaufgusses kann nicht durch die in ihm enthaltenen Nährstoffe erklärt werden, vielmehr muß seine Wirksamkeit auf dem Gehalt an Mikroorganismen beruhen, denn eine Erwärmung auf 70° machte ihn unwirksam. Daß es sich aber nicht um beliebige im Erdboden lebende stickstoffbindende Mikroorganismen handeln kann, zeigt schon der Mangel eines Erfolges bei den Zerealien. Es müssen Organismen sein, die ganz besondere Beziehungen zu den Leguminosen haben. Ferner müssen es bei verschiedenen Leguminosen differente Mikroorganismen[32]) sein, denn der Aufguß von einem Zuckerrübenboden, in welchem Erbsen und verschiedene Kleearten seit langer Zeit in die regelmäßige Fruchtfolge eingeschoben waren, Serradella und Lupine aber noch nie gebaut worden waren, beförderte nur das Wachstum der Erbse, nicht aber das der Serradella und Lupine. Hand in Hand mit der Förderung durch den Bodenaufguß ging die Bildung eigentümlicher Knöllchen an den Wurzeln der Leguminosen, die schon lange bekannt waren, über deren Entstehung und Natur aber noch keine Einigkeit erzielt war.

Mit klarem Blick erkannten Hellriegel und Wilfarth, daß die im Bodenaufguß vorkommenden Mikroorganismen auch die Ursache der Knöllchen an den Wurzeln der Leguminosen sein müßten, und daß diese nur dann zur Assimilation von atmosphärischem Stickstoff befähigt sind, wenn sie den betreffenden Mikroorganismus in den Wurzelanschwellungen beherbergen. „Um den Leguminosen den freien Stickstoff für Ernährungszwecke dienstbar zu machen, genügt nicht die bloße Gegenwart beliebiger niederer Organismen im Boden, sondern es ist nötig, daß gewisse Arten der letzteren mit den ersteren in ein symbiotisches Verhältnis treten."

Symbiose aber nennt man mit de Bary[33]) ein genossenschaftliches Leben zweier Organismen der Art, daß beide aus dem Zusammenleben Nutzen haben, oder jedenfalls nicht einer von beiden einseitig Nutzen daraus zieht. Im letzteren Fall würde man von Parasitismus zu sprechen haben. Worin nun die gegenseitige Förderung der Leguminosen und der sie bewohnenden Bakterien besteht, das haben Hellriegel und Wilfarth nicht im einzelnen ausgeführt, heute aber ist es wenigstens im großen ganzen klar, nachdem wir durch eine Reihe wichtiger Arbeiten von Beijerinck, Prazmowski, Nobbe und Hiltner[34]) u. a. etwas näher über Bildung und Bedeutung der Knöllchen aufgeklärt sind.

32) Ueber die Artfrage bei Bact. radicicola vgl. man Nobbe Versuchsstat. **68** (Bot. Cbl. **111** 305). Eine Unterscheidung der verschiedenen Arten, die unter dem Sammelnamen Bact. radicicola zusammengefaßt werden, auf Grund morphologischer Merkmale ist nicht gelungen. Zipfel war der erste, der serobiologische Methoden (Agglutination) anwandte, um die Artfrage zu untersuchen, und kam zu dem Ergebnis, daß mehrere scharf getrennte Arten vorliegen. Ebenfalls mittels serologischer Methoden (Agglutination, Komplementbindung, auch Präzipitinreaktion) kamen Klimmer und Krüger (1914 Cbl. Bakt. II **40** 256; 1922 **55** 281) zum gleichen Resultat, während Simon (1914 ebenda **41** 470) konstante Anpassungsformen einer Art annimmt. Endlich schließen Vogel und Zipfel (1921 ebenda **54** 13) wegen der verschiedenen Beeinflussung der aus den Wurzeln verschiedener Leguminosenspezies gezüchteten Bakterien durch hochwertige, agglutinierende Immunsera auf das Vorhandensein verschiedener Arten. — Ueber die Empfindlichkeit verschiedener Leguminosenbakterien gegen den p_H des Bodens, sowie über die Abhängigkeit der Knöllchenbildung davon siehe Bryan 1923 Soil sc. **15** 37.

33) de Bary 1879 Die Erscheinung der Symbiose. Straßburg.

34) Vgl. Lafar, Mykologie **3** 24.

Nachdem Beijerinck[35]) die Bakterien (B. radicicola) isoliert und außerhalb der Pflanze reinkultiviert hatte, gelang es Prazmowski[36]), die Infektion der Leguminosenwurzel zu beobachten. Die Bakterien dringen in die Wurzelhaare ein und durchwachsen in geschlossener schlauchförmiger Masse zunächst das Haar und dann die benachbarten Rindenzellen (Fig. 52). Sind diese Infektionsschläuche in einer gewissen Tiefe der Wurzel angelangt, so treten Bakterien aus ihnen aus und erfüllen die Zellen der Wurzel. Aehnlich wie das bei Gallwespen (Bd. 2) erfolgt, üben dann die Bakterien einen Reiz auf die befallenen Parenchymzellen aus und veranlassen sie zu lebhaftem Wachstum und zu Teilungen. So entsteht eine lokale Hypertrophie, das Knöllchen[37]) — eine Bakteriengalle (Fig. 53 *a*, *b*).

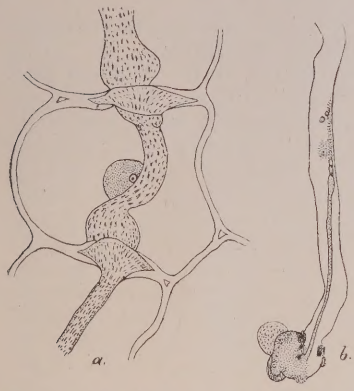


Fig. 52. Einwanderung der Bakterien in die Leguminosenwurzel. *a* Wurzelrindenzellen der Erbse mit der schlauchförmigen Bakterienmasse. Vergr. 650. *b* Wurzelhaar der Erbse, an dem links unten eine Bakterienansammlung außen ansitzt. In der Spitze des Haares Protoplasma, mit Bakterien untermischt. Von hier geht dann der Infektionsfaden aus, d. h. eine schlauchförmige Bakterienmasse. Vergr. 175. Aus Fischer, Vorles. über Bakterien. 2. Aufl.

Fig. 53. Wurzelknöllchen der Leguminosen. *a* Lupinen-Wurzelknöllchen, nat. Gr. *b* Längsschnitt durch dasselbe, mehrf. vergr.: *g* Gefäßbündel, *w* Bakteriengewebe. *c* Bakterienzelle der Lupine. Die Bakterien sind schwarz gehalten, 600-fach vergr. *d* Die Bakterien der Lupine. *e* Bakteroiden von Vicia villosa. *f* Bakteroiden von Lupinus albus. *d*—*f* 2500-fach vergr. Aus Fischer, Vorles. über Bakterien. 2. Aufl.

In den zentral gelegenen Zellen dieser Galle (Fig. 53 *c*) schwellen dann die ursprünglich stabförmigen Bakterien (*d*) zu verzweigten und sehr eiweißreichen Gebilden (*e*, *f*) an, die schon lange als Bakteroiden bezeichnet worden sind. Wahrscheinlich sind das keine Degenerations-

35) Beijerinck 1888 Bot. Ztg. **46** 725. Ueber die Morphologie vgl. u. a. Zipfel zit. Anm. 33.

36) Prazmowski 1890—91 Versuchsstat. **37** 161; **38** 5.

37) Ueber die physiologische Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Knöllchen vgl. Wendel 1916 Beitr. z. allg. Bot. **1** 151; Spratt 1919 Ann. of Bot. **33** 189. Ausgezeichnete Photogramme bringt Kellermann 1910 Yearb. U. S. Dep. agr. 213.

formen, sondern hypertrophische Wuchsformen, deren besondere Funktion eben die Stickstoffbindung ist. Mehreren Autoren ist es auch geglückt, diese Bakteroiden in Nährlösung außerhalb der Pflanze aus Bakterien entstehen zu sehen[38]). Nach Hiltner[39]) gelingt das, wenn ein Ueberschuß an Kohlehydraten oder organischen Säuren in der Nährlösung geboten wird; Zipfel[33]) macht Eiweißabbauprodukte für ihre Bildung verantwortlich.

Begreiflicherweise haben viele Autoren[40]) den Versuch gemacht, eine Stickstoffbindung in den Reinkulturen des Bacterium radicicola nachzuweisen. Die Erfolge dieser Bemühungen sind äußerst zweifelhaft geblieben. Wenn von manchen Seiten eine N-Bindung in den Bakterienkulturen gefunden worden war, so wurde dies regelmäßig von anderer Seite wieder in Frage gestellt. Rossi, der anscheinend sehr exakt arbeitete, konnte sie nicht finden. Es scheinen demnach ganz besondere Bedingungen, die in der Leguminose gegeben sind, erst die N-Bindung zu ermöglichen.

Ueber die Einzelheiten der Symbiose zwischen Bacterium radicicola und Leguminosen sind wir noch gänzlich unaufgeklärt. So wenig kompliziert, wie man sie sich früher vorstellte, dürfte sie nicht sein. Die Leguminose liefert nicht einfach die Kohlehydrate, das Bakterium den Stickstoff, wodurch dann ein friedliches Gedeihen beider ermöglicht wird. Vielmehr sprechen die von Hiltner[41]) vorgebrachten Tatsachen eher dafür, daß das Bakterium unter Umständen oder wenigstens anfangs immer als Parasit auftritt. Wie es der Pflanze gelingt, die pathogene Infektion in ein symbiotisches Gleichgewicht zu verwandeln und so den Parasiten zum friedlichen Haustier umzugestalten, wissen wir nicht.

Nun haben die Untersuchungen von Hellriegel und Wilfarth im Grunde genommen nur einen indirekten Beweis dafür erbracht, daß der Luftstickstoff gebunden wird; sie wiesen einen Stickstoffgewinn nach und zeigten, daß eine andere Quelle für denselben als der Luftstickstoff nicht auffindbar sei. Aber auch an direkten Beweisen dafür fehlt es nicht, so haben z. B. Schlössing und Laurent[42]) bestimmt, wieviel Milligramm Stickstoff eine Erbse während einer mehrmonatlichen Vegetation der Luft entnimmt, und sie kontrollierten ihr Ergebnis durch die Bestimmung der Stickstoffzunahme im Boden und in der Ernte. Die folgende Zusammenstellung zeigt, daß die Uebereinstimmung dieser Resultate eine recht befriedigende war:

Atmosph. Stickstoff ins Kulturgefäß eingeleitet . . .	2681,2 ccm	
„ „ aus dem Kulturgefäß herausgeleitet .	2653,1 „	
Folglich „ assimiliert durch die Pflanze . . .	29,1 ccm	
	= **36,5** mg	
Stickstoff in Boden und Saat	32,6 „	
„ „ „ „ Ernte	73,2 „	
Folglich Stickstoff assimiliert durch die Pflanze . . .	**40,6** mg	

38) Beijerinck 1888 zit. in 35. Hiltner 1900 Cbl. Bakt. II **6** 273. Stutzer 1901 Cbl. Bakt. II **7** 897.

39) Hiltner in Lafar, Mykologie **3** 51. Hier auch Ausführungen über die Immunisierung infizierter Pflanzen, sowie über verschieden starken „Virulenzgrad" von Bakterien.

40) Beijerinck 1888 zit. in Anm. 35. Mazé 1897 Ann. Inst. Pasteur **11** 44; **12** 1. Hiltner in Lafar, Mykologie **3** 50. Rossi 1919 Annali di bot. **7**. Ref. 1910 Zeitschr. f. Bot. **2** 345.

41) Hiltner in Lafar, Mykologie **3** 45.

42) Schlössing u. Laurent 1890 Compt. rend. **111** 750; vgl. auch Ann. Inst. Pasteur **6** 65; **6** 824 (Kochs Jahresber. 1890—92).

Wie in den Wurzeln der Leguminosen, so finden sich auch in den Blättern mancher tropischer Rubiaceen und Myrsinaceen Bakteriengallen. Das Zusammenleben der beiden Organismen ist hier — anders als bei den Leguminosen, die immer wieder von neuem infiziert werden — eine sog. **zyklische Symbiose**; schon die Samen bekommen stets Bakterien mit.

Bei der Myrsinacee Ardisia liegen die Bakterien im Samen zwischen Endosperm und Keim, wandern auf den Sproßscheitel des jungen Keimlings, gelangen von da aus auch auf alle Seitenknospen (Knospensymbiose) und durch Wasserspalten in die jugendlichen Blätter. Hier siedeln sie sich interzellular in den Epithemen an, die zu äußerlich über die Blattfläche hervortretenden „Blattknoten" anschwellen. Uebrigens gibt es auch bakterienfreie Knoten, zu ihrer Bildung ist also kein bakterieller Reiz erforderlich. Von den zu Blüten sich umgestaltenden Vegetationspunkten gelangen dann die Bakterien in den Fruchtknoten und endlich in den Samen. MIEHE[43]) gelang es, die fraglichen Bakterien rein zu züchten und auch bakterienfreie Ardisien zu erhalten, doch wachsen diese ohne Bakterien anomal und zeigen eigenartigen „kaktoiden" Habitus. Eine Infektion solcher bakterienfreier Pflanzen mit Reinkulturen gelang nicht, der Sinn der Ardisiensymbiose ist also noch dunkel; Stickstoffbindung war nicht sicher nachzuweisen.

Dagegen ergaben die von FABER[44]) aus der Rubiaceengattung Pavetta reingezüchteten Bakterien Stickstoffgewinn. Auch die Pavetten konnten bakterienfrei gezüchtet und mit Reinkulturen erfolgreich geimpft werden. Ohne Stickstoffverbindungen im Substrat gediehen sie nur dann, wenn sie in Symbiose mit ihren Bakterien lebten.

Wenn wir das Zusammenleben der Leguminosen und Rubiaceen mit gewissen Bakterien als Symbiose bezeichnen, so werden wir, rückwärts blickend, die zwischen Clostridium Pasteurianum und aeroben Bakterien bestehenden Beziehungen ebenfalls eine Symbiose nennen, und wir wollen die Gelegenheit benutzen, gleich noch einige andere Fälle von derartigem genossenschaftlichen Leben den erwähnten anzuschließen. Wenn wir dabei mit Elaeagnus, Hippophaë, Myrica und Alnus beginnen, so geschieht das deshalb, weil diese Bäume an ihren Wurzeln Knöllchen produzieren, die an die der Leguminosen erinnern, aber Nester von dichtgedrängten Kurzwurzeln darstellen, und deshalb von MIEHE mit dem besonderen Namen **Rhizothamnien** belegt wurden[45]). NOBBE und HILTNER[46]) konnten denn auch zeigen, daß sie ohne Knöllchen nur bei Zugabe von Stickstoffverbindungen zu wachsen vermögen, während sie nach Ausbildung von Knöllchen mit dem Luftstickstoff auskommen. Genaue Untersuchungen über die Entwicklung der knöllchenbildenden Organismen

43) 1916 Ber. Bot. Ges. **34** 576. 1913 Jahrb. wiss. Bot. **53** 1, u. 1917 **58** 29. Hier auch weitere Beispiele für zyklische Symbose. GOEBEL beschrieb den ersten Fall einer solchen, indem er nachwies, daß die Anabaena, die mit Azolla symbiotisch lebt, schon in der Makrospore von Azolla nachweisbar ist. — Als zyklisch zu bezeichnen ist auch die Symbiose des Taumellolchs mit einem Pilz, der in den oberirdischen Teilen und auch in der Frucht sich findet und diese giftig macht. — Die Bedeutung auch dieser Symbiose ist noch ganz unklar. Näheres bei HANNIG 1908 Ber. Bot. Ges. **26a** 238; HANNIG glaubte nachweisen zu können, daß Lolium in Verbindung mit dem Pilz freien Stickstoff bindet, hat sich inzwischen aber nach mündlicher Mitteilung überzeugt, daß Stickstoffbindung nicht vorliegt. — MC LENNAN 1920 Proc. Roy. Soc. Victoria 252. — Als zyklisch ist auch das Zusammenleben von Algen und Pilzen in den Flechten (S. 410) zu bezeichnen, sofern sie sich durch Hymenialgonidien, Fragmentation, Sordieen oder Isidien vermehren (TOBLER 1920 Ber. Bot. Ges. **38** (10).

44) 1912 Jahrb. wiss. Bot. **51** 285, u. 1914 **54** 243.

45) 1918 Flora **111/112** 431; auch Casuarina hat Rhizothamnien.

46) NOBBE u. HILTNER 1904 Bot. Cbl. **96** 486; vgl. LAFARS Handb. d. techn. Mykol. **3** 62.

bei der Erle und bei Myrica hat Peklo[47]) ausgeführt; er hält sie für Aktinomyceten. Andere Autoren[48]) sind zu anderen Resultaten gelangt; über den Bau der Knöllchen hat Shibata[49]) interessante Mitteilungen gemacht, der ebenfalls den Myricapilz als Aktinomyceten anspricht.

Wenn demnach die Nutznießung des freien Stickstoffes bei höheren Pflanzen nicht auf die Leguminosen beschränkt ist, so könnte man glauben, eine von Frank[50]) ausgesprochene Ansicht bestehe zu Recht, und es käme diese Fähigkeit wohl allen Pflanzen in höherem oder geringerem Grade zu. Demgegenüber verdient hervorgehoben zu werden, daß exakte Versuche bei der großen Mehrzahl der Phanerogamen, so z. B. bei Gramineen und Cruciferen[51]), zu durchaus negativen Resultaten geführt haben. In anderen Fällen aber, und zwar wieder in solchen, wo es sich um eine symbiotische Vereinigung von Pilzen und Phanerogamen handelt, ist Stickstoffbindung wenigstens wahrscheinlich. Da ist vor allem die Coniferengattung Podocarpus zu nennen, deren Vertreter durch Knöllchen an ihrem Wurzelsystem ausgezeichnet sind. Diese Knöllchen sind modifizierte Seitenwurzeln, deren Gewebe von den querwandlosen Hyphen eines Pilzes von zweifelhafter systematischer Stellung, eines sog. „Sporangiolenpilzes“[52]), dicht erfüllt sind, der schließlich von den Wirtszellen resorbiert wird [Shibata[53])]. Nobbe und Hiltner berichten[54]), daß sie Podocarpus 5 Jahre lang in völlig N-freiem Quarzsand wachsen ließen, wobei die Pflanze auf das Beste gedieh. Es ist daher möglich, daß sie den atmosphärischen Stickstoff binden kann, und daß der Pilz dabei eine Hauptrolle spielt.

Endotrophe Mykorrhiza. Von Podocarpus zu der sogenannten Mykorrhiza[55]) ist nur ein Schritt. Man versteht unter Mykorrhiza (Frank 1885) eine symbiotische Vereinigung zwischen Pilzen und Phanerogamenwurzeln von überraschend großer Verbreitung. Sie findet sich in zwei Formen, als endotrophe und als ektotrophe Mykorrhiza. Die erstere ist schon lange bekannt, sie wird z. B. schon von Schleiden für Neottia Nidus angegeben, und namentlich durch Frank und Schlicht[56]) ist ihre weite Verbreitung besonders nachgewiesen

47) Peklo 1910 Cbl. Bakt. II **27** 451.

48) Bottomley 1912 Ann. of Bot. **26a** 111. Spratt ebenda 119.

49) Shibata 1902 Jahrb. wiss. Bot. **37** 643.

50) Frank 1890 Landw. Jahrb. **19** 523. (Die Pilzsymbiose der Leguminosen. Berlin.)

51) Aeby 1896 Versuchsst. **46** 409. Pfeiffer u. Franke 1897 Versuchsstat. **48** 455. Lemmermann u. a. 1910 Versuchsstat. **73** 425. — Münscher 1923 Bot. Gaz. **75** 249 (Chlorella).

52) „An feinen Verzweigungen interzellularer Hyphenenden — Arbuskeln — entstehen unter der Einwirkung des Pflanzenplasmas Ergüsse amorpher Pilzsubstanz in die Zelle, die als meist zusammengesetzte, kugelige Klumpen — Sporangiolen (Janse) — von dieser resorbiert werden“ (Burgeff).

53) Auch für Bacterium radicicola bzw. die Bakteroiden war von Frank eine Verdauung durch die Leguminose angegeben worden. Allein Hiltner (in Lafars Handb. d. techn. Mykol. **3** 67) bestreitet die Verdauung sowohl für Podocarpus als auch für die Bakteroiden. Wenigstens solange eine Stickstoffbindung durch den Pilz eintritt, soll er nicht verdaut werden, erst wenn durch Zugabe von gebundenem Stickstoff die höhere Pflanze gekräftigt wird, soll sie sich des Pilzes durch Verdauung zu entledigen suchen. Die definitive Beantwortung dieser Kontroverse steht aus.

54) Nobbe u. Hiltner 1899 Versuchsstat. **51** 241.

55) Zusammenfassende Darstellung der Mykorrhizafrage bei W. Magnus. Text zu Knys Wandtafeln 116 u. 117, Berlin 1911, und Burgeff 1913 Hdwb. d. Naturwiss. **9** 946.

56) Frank 1887 Ber. Bot. Ges. **5** 395. Schlicht 1889 Landw. Jahrb. **18** 477.

worden. Die Pilze leben entweder interzellular und entsenden bloß baumförmige Haustorien in die Zellen (Arum, Allium) oder sie leben ganz intrazellular, wie bei den meisten Orchideen, oder endlich sie wachsen (Ericaceen) im wesentlichen außen auf den Wurzeln und dringen nur in die Epidermis ein. Während im letztgenannten Fall keine Resorption von Pilzhypen stattfindet, werden in den ersteren Fällen Hyphenknäuel verdaut, oder aber Hyphenendigungen unter „Sporangiolenbildung[57]) resorbiert. In allen Fällen werden die infizierten Zellen nicht vom Pilz getötet. — Eingehend untersucht ist Neottia durch W. Magnus[58]). Hier tritt der Pilz von außen ein und verzweigt sich dann in einiger Entfernung von der Epidermis, so daß eine Reihe von konzentrisch gelagerten Zellschichten in Wurzel und Rhizom stark mit Pilzmasse erfüllt werden. Diese vom Pilz bewohnten Zellen verhalten sich aber nicht alle gleich. In bestimmten Zellen wächst der Pilz lebhaft heran und bildet schließlich, das Protoplasma des Wirtes schädigend, Organe aus, die zur Ueberwinterung und Infektion einer neuen Pflanze im nächsten Jahr geeignet erscheinen. Dagegen wird der Pilz in anderen Zellen zum Teil verdaut, und sein reicher Eiweißgehalt kommt der Wirtpflanze zugute, während seine unverdaulichen Teile zu einem zentral in der Zelle liegenden Klumpen zusammengeballt und mit Zelluloseschichten bedeckt werden[59]). Ganz ähnliche Verhältnisse treffen wir bei Psilotum triquetrum[49]); nur treten da die „Pilzwirtzellen“ und die „Verdauungszellen“ regellos nebeneinander auf. In den Wirtzellen bleiben die Pilzhyphen auf den Rand der Zelle beschränkt und der Kern wird nicht verändert; in den Verdauungszellen dagegen findet man (Fig. 54) einen dichten Knäuel von Pilzhyphen, der, von einem Punkt aus beginnend, zu einem Klumpen desorganisiert wird (*Kl*; Fig. 54 *I* u. *II*), während gleichzeitig der Zellkern mächtig an Größe zunimmt und auch im Innern eigenartige Veränderungen erfährt (vgl. Fig. 54 *III* u. *IV*). Endlich wird der unverdauliche Rest der Pilzmasse im Zentrum der Zelle deponiert (*V*) und mit einer Membran umgeben. Falls die oben genannte Podocarpus-Mykorrhiza wirklich Stickstoff bindet, wird es durch das Verhalten von Podo-

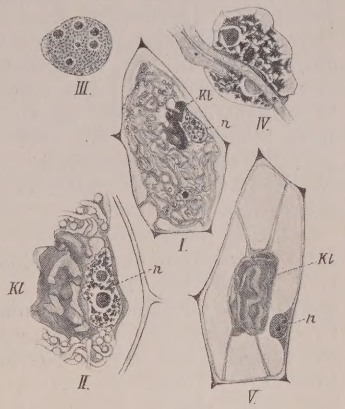


Fig. 54. Psilotum triquetrum. *I.* Wurzelzelle mit Pilzmasse erfüllt; *n* der Kern; bei *Kl* beginnt die Verdauung des Pilzes. Vergr. 210. *II.* Kern *n* und verdaute Pilzmasse *Kl* einer ähnlichen Zelle, 400-fach vergr. *III.* Ruhender normaler Zellkern aus dem Rhizom von Psilotum. Vergr. 625. *IV.* Kern aus einer Zelle mit Pilzinfektion. Vergr. 625. *V.* Zelle, die den Pilz ganz verdaut hat, *Kl* die verdaute, von Membran eingehüllte Pilzmasse. Vergr. 240. Nach Shirata[49]).

57) Auch bei gewissen Solanaceen, bei den Burmanniaceen und Gentianaceen ist Sporangiolenverpilzung anzutreffen. Nachtr. Anm.: Demeter 1923 Flora **116** 405.

58) W. Magnus 1900 Jahrb. wiss. Bot. **35** 205.

59) Ueber die Liparis-Mykorrhiza s. Huber 1921 Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. **130** 307.

carpus wahrscheinlich, daß auch andere endotrophe Mykorrhizen, so die von Psilotum, der Stickstoffbindung dienen.

An Versuchen, diese Vermutung zu beweisen, fehlt es nicht. So hat Charlotte Ternetz [60]) die Fähigkeit der N-Bindung für einen aus Heideboden isolierten, der Gattung Phoma angehörigen Pilz angegeben, der wahrscheinlich identisch mit dem Pilz der Ericaceenmykorrhiza ist. Allein diese Identität ist eben doch noch nicht nachgewiesen und die Stickstoffbindung ist auch nicht sehr bedeutend. Die Beobachtungen Müllers [61]), nach denen auf stickstoffarmen Heideböden Jütlands die Fichte nur dann gedeihen konnte, wenn sie gemeinschaftlich mit der Bergkiefer kultiviert wird, schien für eine N-Bindung durch eine eigenartige, äußerlich durch ihre dichotome Verzweigung gekennzeichnete Mykorrhiza der Bergkiefer zu sprechen, doch konnte bei den Untersuchungen Möllers eine solche nicht nachgewiesen werden [62]). Aus einer kurzen Bemerkung Beijerincks [63]) ist zu entnehmen, daß der aus Orchideen isolierte Pilz auch keinen Stickstoff binden kann. Zu dem gleichen Resultat ist auch Burgeff [64]) gekommen. Doch beweisen solche Ergebnisse wenig, da ja auch für die Reinkultur von Bact. radicicola keine Stickstoffbindung nachgewiesen werden konnte.

Unter diesen Umständen muß besonders hervorgehoben werden, daß an der Nützlichkeit der endotrophen Mykorrhiza bei vielen Pflanzen kein Zweifel bestehen kann. So hat Bernard [65]) nachweisen können, daß für die Orchideen die endotrophen Pilze ganz unentbehrlich sind. Die Pilze gehören zu verschiedenen Arten der Gattung Rhizoctonia [66]) und erweisen sich zu rein saprophytischer Ernährung geeignet (Bernard, Burgeff, Huber). Die Infektion erfolgt manchmal schon am Keimling, und zwar an einer ganz bestimmten Stelle desselben, und vielfach bleibt die Keimung überhaupt aus, wenn die Pilzinfektion fehlt; bei anderen Arten muß in früheren oder späteren Stadien der Keimpflanze die Infektion erfolgen, widrigenfalls ein Stillstand in der Entwicklung eintritt. Auch mit anderen als der gewöhnlich in einer bestimmten Orchidee vorkommenden Rhizoctoniaart kann man mit Erfolg infizieren; doch tritt dann häufig keine gute Weiterentwicklung ein, sei es nun, daß der Pilz die Orchidee oder daß diese den Pilz tötet (Bernard, Burgeff [67]). Wenn normalerweise der Pilz durch

60) Ternetz 1904 Ber. Bot. Ges. **22** 267. An weiterer Literatur über die Ericaceenmykorrhiza sei genannt: Rayner 1915 Ann. of Bot. **29** 97, u. 1922 Bot. Gaz. **73** 226. Christoph 1921 Beih. Bot. Cbl. I **38** 115. Ueber die Mykorrhiza von Pirola: Fürth 1920 Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. **129** I 559.

61) Müller 1903 zit. nach Möller 1906, siehe Anm. 62.

62) Möller 1906 Ber. Bot. Ges. **24** 230.

63) Beijerinck 1907 Bot. Cbl. **104** 90.

64) Burgeff 1909 Die Wurzelpilze der Orchideen. Jena.

65) Bernard 1904 Rev. gén. bot. **16** 405; 1905 Compt. rend. **140** 1272. Knudson 1922 Bot. Gaz. **43** 1.

66) Eine nicht-grüne japanische Orchidee aber führt eine Agaricinee, die bekannte Armillaria mellea, als Pilz. Kusano 1911 Journ. Coll. Agric. Tokyo **4** No. 1.

67) Burgeff faßt das Verhältnis zwischen Orchidee und Pilz als ein symbiotisches auf, das sich aus einem parasitären Verhalten des Pilzes entwickelt hat; so ist es begreiflich, daß unter Umständen der Pilz so „virulent" werden kann, daß das symbiotische Gleichgewicht unter Schädigung der Orchidee gestört wird. Stojanow (1917 Flora **109** 1) vertritt die früher schon von Cortesi geäußerte Meinung, daß bei Orchis und anderen Ophrydineen das Verhältnis zwischen diesen und dem Pilz in den jugendlichen Entwicklungsstadien, zumal solange die Orchidee

chemische Reize das Wachstum der Orchidee fördert, so wird man doch die Hauptbedeutung der endotrophen Mykorrhiza auch heute noch in dem Stofferwerb der Orchidee aus dem verdauten Pilz erblicken dürfen[68]), und etwa zu folgendem Schluß über die ernährungsphysiologische Bedeutung der endotrophen Mykorrhiza kommen: Die farblosen phanerogamen Humuspflanzen, die alle endotrophe Mykorrhizen besitzen, dürften aus den verdauten Pilzen ihren ganzen Nährstoff decken, die ihrerseits Stoffe des Humus ausnützen können, die den Phanerogamen unzugänglich sind. — Auch die chlorophyllführende mykotrophe Pflanze wird durch Vermittlung ihres heterotrophen Gastes Humusstoffe ausnutzen, die sie selbst nicht direkt verwerten kann, dabei aber weniger auf C-Verbindungen als auf solche abzielen, die von der nicht mykotrophen Pflanze in Form von Nährsalzen aufgenommen werden. Weyland konnte zeigen, daß unter den gewonnenen Stoffen Stickstoff (als Harnstoff) und außerdem Kali und Phosphorsäure in Betracht kommen. Mykotrophie, wenigstens soweit es sich um endotrophe Mykorrhizen handelt, wäre hiernach gänzlicher oder teilweiser Verzicht auf mineralisierte Nahrung, was eine im Wettbewerb nützliche Vereinfachung des Stoffwechsels bedeuten könnte. Zu bedenken ist, daß an den Standorten vieler Mykotrophen die Mineralisierungsprozesse, z. B. die Nitrifikation, gehemmt oder unterdrückt sind.

Es scheint richtig, von der endotrophen die **ektotrophe Mykorrhiza** zu trennen, obwohl es an Uebergängen nicht fehlt und obwohl manche Mykorrhizen, z. B. die der Ericaceen oder die oben (S. 406) genannte dichotome der Kiefer, sowohl der einen wie der anderen Kategorie zugerechnet werden können. Die ektotrophe Verpilzung wurde von Kamienski[69]) bei Monotropa entdeckt. Bald darauf wies Frank[69]) ihre große Verbreitung bei unseren waldbildenden Bäumen (Cupuliferen, Betulaceen, Koniferen) nach — auch sie kommt also bei chlorophyllfreien wie chlorophyllführenden Gewächsen vor. Der Pilz bildet als dichtverflochtene Masse eine Hülle um die Wurzel, die selbst deren Vegetationspunkt nicht frei läßt. Häufig dringen auch Pilzfäden zwischen die Rindenzellen der Wurzel und bilden hier das sog. Hartigsche Flechtwerk. Er beschränkt sich auch nicht, wie man zunächst annahm, auf die Interzellularräume. Der Monotropapilz sendet Haustorien in die Epidermiszellen des Wirtes. Peklo[70]), auf dessen anschauliche Schilderung des von der Mykorrhiza durchsetzten Waldbodens hier verwiesen sei, findet, daß bei Kiefern- und Fichtenmykorrhizen der Pilz, der von der Haube aus die Wurzel infiziert, im Meristem nicht nur zwischen, sondern auch in den Zellen haust, desgleichen in der Endodermis, die somit bis zu einiger Entfernung vom Vegetationspunkt eine „Pilzscheide“ ist. Die intrazellulären Hyphen

noch gar nicht autotroph lebt, auf gegenseitige Unterstützung hinziele — wobei allerdings fraglich bleibt, worin die Unterstützung des Pilzes durch die noch nicht assimilierende Blütenpflanze bestehen mag — bis es zur Zeit der Blüte- und Fruchtbildung der Orchidee für den Pilz in Helotismus (S. 410), der mit seiner Vernichtung endigt, umschlägt.

68) Bernard (Anm. 65) u. Weyland (1912 Jahrb. wiss. Bot. 51 1) erblicken freilich in der Verdauung des Pilzes im wesentlichen nur die Unschädlichmachung eines sonst zu mächtig werdenden parasitischen Gegners

69) Kamienski 1881 Bot. Ztg. 39 457. Frank 1887/88 Ber. Bot. Ges. 5 395; 6 248.

70) Peklo 1913 Zeitschr. f. Gärungsphys. 2 246.

werden schließlich von der Wurzel resorbiert. Dazu stimmen MELINS [71]) Angaben, daß z. B. bei der Lärchenmykorrhiza der Pilz zunächst intrazellulär wächst, um dann erst in die Interzellularen „gedrängt" zu werden. Aus dem Verschwinden der intrazellulären Hyphen schließt auch dieser Forscher auf Verdauung des Pilzes durch den phanerogamen Partner und leitet auf Grund seiner Befunde die ektotrophe von der endotrophen Mykorrhiza phylogenetisch ab.

Was die systematische Stellung der Pilze angeht, so hatte man schon lange Zeit Tuberaceen und Hymenomyceten als die Pilze der ektotrophen Mykorrhiza der Waldbäume angesprochen. Viele Forscher hatten darauf aufmerksam gemacht, daß bestimmte Pilze nur in der Nachbarschaft bestimmter Bäume erscheinen, z. B. Boletus elegans nur in der Nähe von Lärchen, B. luteus nur da, wo Kiefern wurzeln, und hatten diese Erscheinung mit dem Mykorrhizenproblem in Verbindung gebracht. Neuerdings gelang es nun MELIN [72]), steril gezogene junge Kiefern mit Reinkulturen des Butterpilzes, Lärchen mit Reinkulturen des eleganten Röhrlings zu impfen und so Mykorrhizabildung auszulösen. Zwei andere von der Kiefernwurzel isolierte, wegen mangelnder Fruchtkörperbildung nicht bestimmbare Basidiomycetenmycelien riefen ebenfalls an der Lärche Mykorrhizenbildung hervor, während B. elegans weder Kiefern noch Tannen infizierte; dieser Pilz ist offenbar ein streng spezialisierter Lärchenpilz, die sterilen Mycelien aber weniger streng spezialisierte Formen. All diese Pilze sind echte Mykorrhizenpilze, insofern als sie nur in Verbindung mit den Baumwurzeln, an die sie angepaßt sind, Fruchtkörper bilden können, sonst aber steril leben. Das Verhältnis zwischen Baum und zugehörigem Pilz ist nach MELIN als typische Symbiose zu bezeichnen.

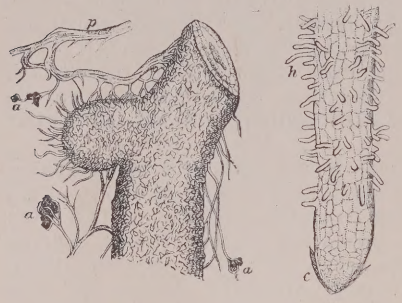


Fig. 55. *I* Buchenwurzel aus Waldhumus (vergr.). *p* Pilzstränge, die bei *a* mit dem Humus verwachsen sind. *II* Buchenwurzel aus sterilem Humus (vergr.). *c* Wurzelhaube, *h* Wurzelhaare. Aus DETMERS Kleinem Praktikum.

Mit einer solchen Symbiose sind nun Differenzen in der äußeren Gestalt verbunden, die die „Mykorrhiza" leicht kenntlich machen, und die von physiologischer Bedeutung sein müssen. Eine solche Bedeutung wird man besonders dem Umstand zuschreiben, daß an der Pilzwurzel die Ausbildung von Wurzelhaaren unterbleibt (vgl. Fig. 55), und dementsprechend die ganze Aufnahme von Nährstoffen und Wasser nur durch Vermittlung des Pilzes möglich wird. Hierin liegt der Hauptunterschied gegenüber der endotrophen Mykorrhiza, bei der die überwiegende Masse des Pilzes im Innern der Zelle liegt und nur durch spärliche Verbindungen mit außerhalb der Pflanze lebenden Teilen in Zusammenhang steht. Während nun bei vielen

71) MELIN 1921 Svensk bot. tidskr. **15** 192, und 1922 **16** 151. Weitere Angaben über intrazelluläres Vorkommen des Pilzes bei ektotropher Mykorrhiza macht REXHAUSEN 1920 Beitr. z. Biol. **14** 19. — Die Literaturangaben lassen keine rechten Schlüsse zu, ob die Verdauung des Pilzes der ektotrophen Mykorrhiza für den Baum ernährungsphysiologische Bedeutung hat. An der Möglichkeit eines osmotischen Stoffaustausches zwischen Pilz und Wurzelzellen ist nicht zu zweifeln.

72) 1922 Ber. Bot. Ges. **40** 94, und 1922 Journ. of Ecol. **9** 254. Dort weitere Literatur (WORONIN ROMELL usw.). Die Angabe anderer Forscher (PEKLO u. a.), daß Penicillien oder Mucorarten die Mykorrhizenpilze der Waldbäume seien, ist zweifellos irrig.

Pflanzen mit endotrophen Mykorrhizen der Pilz zweifellos unentbehrlich ist, gilt dies für die Waldbäume nicht. Diese finden sich nicht nur in der Natur gelegentlich unverpilzt vor, sondern sie können auch in Kultur ohne Pilz gut gedeihen. Nobbe [73]) hat Kiefern, Fichten Lärchen, Buchen in reinem, humusfreiem Quarzsand ganz ohne Pilz durch einen Zeitraum von 25 Jahren in üppigster Entwicklung erhalten. Manche Forscher wollen daraus schließen, daß die Pilze hier weiter nichts sind als Parasiten [74]). Aus dem Umstand, daß die grünen Pflanzen nicht unter den Pilzen leiden, kann man jedenfalls nicht schließen, daß diese keine Parasiten sind. Andererseits liegt doch auch die Möglichkeit vor, daß die Pilze der Blütenpflanze bei der Nährstoffaufnahme behilflich sind, um so mehr als nach Melin Infektion mit dem Pilz eine bessere Entwicklung des Baumkeimlings zur Folge hat. Dabei kämen insbesondere folgende Möglichkeiten in Betracht: 1) Der Pilz könnte N binden. Sichere Anhaltspunkte dafür aber fehlen trotz Peklos positiven Angaben. Die von Melin reingezüchteten Pilze können jedenfalls in Reinkultur keinen freien Stickstoff binden. 2) Der Pilz könnte aus dem Humus organische N-Verbindungen oder Ammoniaksalze aufnehmen und dem Baum übermitteln. Dieser schon von Frank geäußerten Vermutung neigt Melin zu, da die von ihm studierten Pilze sehr gut bei Zufuhr von Ammoniumsalzen und von organischen N-Verbindungen gedeihen. Als Gegenleistung würde der Baum wohl N-freie organische Stoffe liefern; in Kultur gedeihen die Pilze gut bei Zufuhr von Xylose als C-Quelle. 3) Der Pilz könnte der Blütenpflanze bei der Aufnahme von Aschensubstanzen behilflich sein (Stahl) [75]). Die Pilze haben ein sehr lebhaftes Bedürfnis nach solchen, und sind für die langsamer arbeitenden Phanerogamen auf nährsalzarmen Böden starke Konkurrenten. Insbesondere im Humus vermögen höhere mykorrhizafreie Pflanzen ungleich besser zu gedeihen, wenn dieser seines natürlichen Gehaltes an Pilzen beraubt ist [76]). Solange dieser dagegen noch vorhanden ist, wachsen die Phanerogamen unter den deutlichsten Zeichen von „Hunger nach Aschensubstanzen". Die Mykorrhiza kommt nun bei solchen Pflanzen vor, die im Humus leben, oder bei solchen, die aus anderen Gründen (schwache Transpiration) keinen lebhaften Einstrom von Aschensubstanz aufzuweisen haben. Stahl nimmt deshalb an, daß diese Pflanzen sich gewisse Pilze tributär gemacht haben, um so aus rücksichtslosen Konkurrenten nützliche Helfer zu erhalten. Selbstverständlich besteht auch bei dieser Auffassung die Gegenleistung der höheren Pflanze in Kohlehydraten, während der Pilz die bereits verarbeiteten (assimilierten) Aschensubstanzen an sie abgeben soll [77]).

73) Nobbe 1899 Versuchsstat. **51** 241.

74) Vgl. Fuchs 1911 Bibl. botan. Heft 66. Mc Dougal 1914 Am. Journ. Bot. **1** 51. Weyland s. Anm. 68.

75) Stahl 1900 Jahrb. wiss. Bot. **4** 539; vgl. auch Schroeder u. Horn zit. S. 195 Anm. 105.

76) Vgl. aber Neger 1903 Naturw. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtsch. **1** 372.

77) Möller (1902 Zeitschr f. Jagd- u. Forstwesen) behauptete überraschenderweise, daß bei der Kiefer die Mykorrhiza im humosen Boden fehlt, während sie auf sandigem Boden auftritt. Burgeff sagt im Gegensatz dazu, daß die Abietineen, Cupuliferen, Betulaceen (exkl. Alnus), Corylaceen, Salicaceen auf Humusboden stets verpilzt sind, und einige von ihnen, so die Kiefern, auch auf humusarmem Sand Mykorrhizen bilden und gedeihen können.

Auf Grund mikrochemischer Untersuchungen macht sich endlich REXHAUSEN [71]) das folgende Bild von der Bedeutung der ektotrophen Mykorrhiza der Bäume, etwa der Fichte: Reicher Zuckergehalt der Wurzelzellen und der Pilzhyphen sowie Glykogengehalt der letzteren deuten darauf hin, daß der Baum dem Pilz Kohlehydrate liefert. Gerbstoff in den Wurzelzellen soll verhindern, daß der Pilz zu üppig wird. Die Menge anderer wertvoller Nährstoffe, Verbindungen des N, P, K, die in der Mykorrhiza größer ist als in nicht verpilzten Vergleichsexemplaren wird im Sinn der STAHLschen Lehre gedeutet. Uebrigens wechselt das Verhältnis beider Partner mit der Qualität des Bodens. Ist dieser reich an Kohlenstoffverbindungen, die für den Pilz tauglich sind, so wird die Symbiose locker, ist aber der Boden daran arm, so kann der Pilz auch zum gefährlichen Parasiten werden; nur auf Boden von mittleren Qualitäten stellt sich das symbiotische Gleichgewicht ein, indem der Pilz den Nährsalz- und Stickstoffhunger des Baumes, dieser den Hunger des Pilzes nach Kohlenstoffverbindungen stillt. — Unbefriedigend ist das Bild, das man sich von dem Sinn der ektotrophen Mykorrhiza bei chlorophyllfreien Phanerogamen (Monotropa) machen kann. Zwar kann man die STAHLsche Lehre [75]) auch hier anwenden; welche Gegenleistungen aber der Pilz von der nicht assimilierenden Pflanze erhält, ist ebenso dunkel, wie bei der endotrophen Verpilzung chlorophyllfreier Pflanzen. Ob der Pilz C- und N-haltige Stoffe aus dem Humus aufschließt, sie der Pflanze zuführt und einen Teil davon nach Umarbeitung durch diese mittels seiner Haustorien wieder entnimmt — darauf könnte der Befund REXHAUSENS, daß der Pilz aus der Monotropa Eiweißkörper zu schöpfen scheint, hindeuten –, bleibt ungewiß [78]).

Wenn man von Symbiose spricht, kann man unmöglich von den **Flechten** schweigen, denn gerade für diese so höchst erstaunliche Vergesellschaftung von Algen und Pilzen wurde von DE BARY der Ausdruck Symbiose zum erstenmal gebraucht [79]). Trotzdem ist auch heute noch eine völlige Einsicht in das Wesen der Symbiose nicht erzielt. Gleichwohl wird man auf Grund neuerer Forschungen [80]) sagen, daß hier eine Symbiose im Sinne DE BARYS, d. h. eine mutualistische Symbiose nicht vorliegt, vielmehr ein antagonistisches Verhältnis, indem der Pilz auf den von ihm umschlossenen Algen parasitiert. Man kann darum mit SCHWENDENER auch sagen, daß es sich um Helotismus der Algen handelt [81]).

Nicht jeder Parasit verfährt ja so unzweckmäßig, seinen Wirt in toto oder in parte abzutöten, die raffinierten Parasiten wissen vielmehr ihre Angriffe in den Grenzen zu halten, die das Leben des Wirtes zunächst nicht in Frage stellen, und die dementsprechend eine längere Ausnutzung gewähren. Es sei an manche Uredineen, Ustilagineen und Peronosporeen erinnert. Nun hat man aber nicht nur keine Schädigung an den Algenzellen, sondern sogar eine Förderung durch den Pilz beobachtet: die Algen können in der Flechte größere Dimensionen annehmen, als in freiem Zustand, sie werden, da sie selbst nicht beweglich sind, durch „Schiebehyphen“ oder auf andere Weise vorsorglich an die richtige Stelle im Thallus verlagert. Doch

78) Wegen der Mykorrhiza der Farnprothallien vgl. die Literatur. Eine kurze Zusammenfassung gibt HABERLANDT 1918 Phys. Pflanzenanat. 2.3. 5. Aufl. Vgl. auch Derselbe 1916 Beitr. z. allg. Bot. **1** 293. Wegen der Verpilzung der Rhizoiden von Lebermoosen s. BURGEFF Anm. 55. (GARJEANNE 1911 Flora **102** 147; RIDLER 1922 Ann. of Bot. **37** 193.)

79) DE BARY 1879 Die Erscheinung der Symbiose. Straßburg. Die Auffassung der Flechten als Kombination von Algen und Pilzen ist namentlich von SCHWENDENER (1869 Algentypen der Flechtengonidien. Basel) begründet worden. Zu vergleichen ist noch über diese Frage DE BARY (1865 Morphologie u. Physiologie der Pilze etc. Leipzig) und REINKE 1894 Jahrb. wiss. Bot. **26** 524.

80) TREBOUX 1912 Ber. Bot. Ges. **30** 69. NIENBURG 1917 Zeitschr. f. Bot. **9** 529.

81) Vgl. auch TOBLER 1920 Ber. Bot. Ges. **38** (10).

auch diese Tatsachen sprechen nicht gegen „Parasitismus". Entschieden dafür aber spricht die Tatsache, daß — jedenfalls in vielen Fällen — der Pilz mittels Haustorien in die Algen eindringt und sie aussaugt, so daß nur die leeren Zellhäute übrig bleiben[82]).

Was die chemischen Wechselbeziehungen betrifft, so steht so viel fest, daß die Alge, die durch ihre Lage im Thallus sowie durch dessen Gestalt und Reaktionen in gute Beleuchtung gebracht und durch die Atmung des Pilzes reichlich mit Kohlensäure versorgt wird, diese assimiliert. Von den Assimilaten zehrt der Pilz, indem er wahrscheinlich der lebenden Alge auf osmotischem Weg Zucker oder andere lösliche Stoffe entzieht, um endlich in den Fällen, in denen er Haustorien bildet, ihren ganzen Inhalt zu konsumieren. Daneben mag der Pilz, wenn die Flechte nicht auf nacktem Gestein wächst, auch aus dem Substrat organische Nährstoffe beziehen. — Wasser und Nährsalze[83]) erhalten die Flechtenalgen durch Vermittlung des Pilzes. Eine Zeitlang galt die von Beijerinck[84]) begründete, später auch von Artari[84]) vertretene Anschauung, daß der Pilz der Alge organische Stickstoffverbindungen zuführe; diese Lehre war aber nie sicher begründet und wird auch durch die Erfahrung nicht gestützt, daß die Alge in Reinkultur besonders gut bei Zufuhr von Asparagin oder anderen Amiden wächst[85]). Es ist wahrscheinlicher, daß normalerweise anorganische Stickstoffverbindungen den Stickstoffbedarf der Flechtenalgen decken, daß diese also gänzlich autotroph leben[86]). Für den Oekologen von ganz besonderem Interesse ist die Einteilung Sernanders in nitrophile und nitrophobe Flechten. Die ersteren leben im Gegensatz zu den letzteren unter einem verhältnismäßigen Ueberfluß an Stickstoffverbindungen. Wie Nienburg[87]) des näheren ausführt, sind wohl alle Flechten auf Ammoniumsalze angewiesen, die nitrophilen aber sind an eine an Ammonik relativ reiche Atmosphäre (Küstenklima usw.) angepaßt, während die nitrophoben nur in ganz besonders reiner Luft leben. Nitrophile Rindenflechten siedeln sich in den Astlochtraufen der Rinden an, wohl wegen des Ammoniakgehaltes der Saftflüsse, während nitrophobe diese Traufrinnen meiden.

Es kann nicht unsere Aufgabe sein, auf die zahlreichen Fälle hier einzugehen, bei denen man mit größerem oder geringerem Recht von Symbiose, sei es zwischen Pflanzen untereinander[88]), sei es

82) Peirce 1899 Proc. Calif. Acad. **1** 207. Danilow 1910 Bull. gén. Bot. St. Pétersbourg **33**. Nienburg zit. in Anm. 87.

83) Salomon 1914 Jahrb. wiss. Bot. **54** 309.

84) Beijerinck 1890 Bot. Ztg. **48** 725. Artari 1890 Bull. des naturalistes de Moscou No. 1.

85) Warén 1921 Ref. Zeitschr. f. Bot. **13** 182.

86) Ueber Stoffwechselendprodukte, die der Pilz nur im Zusammenleben mit der Alge bildet, s. Tobler 1909 Ber. Bot. Ges. **27** 421. Ueber Lichenin vgl. Salkowski 1918 Zeitschr. f. physiol. Chemie **104** 105; H. Pringsheim u. Seifert 1923 ebenda **128** 284; Karrer u. Joos 1923 Biochem. Zeitschr. **136** 537.

87) 1919 Zeitschr. f. Bot. **11** 1. Vgl. auch Gallöe 1913 Flechtenökologie. Kopenhagen. (Bevorzugung sauren Bodens durch die meisten Flechten.)

88) Aus der großen Literatur sei — einigermaßen willkürlich — nur folgendes zitiert: Zellner 1912 Beih. Bot. Cbl. **28** 473, u. 1923 **40** 1 (Symbiose als chemisches Problem) Buder 1913 Ber. Bot. Ges. **31** 80 (Symbiose zwischen einem farblosen beweglichen Spaltpilz und kleinen chlorophyllhaltigen Wesen, die ihn pflastern). Pascher 1914 ebenda **32** 339 (über Symbiose von Bakterien und Flagellaten mit Kyanophyceen, sog. Synkyanosen). Ueber endophytische Kyanophyceen s. Harder 1917 Zeitschr. f. Bot. **9** 145, E. Pringsheim 1918 Arch. f. Protistenkunde **38** 26 u. Limberger 1921 Anz. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. **17** 131. — E. Prings-

zwischen Pflanzen und Tieren[89]), spricht. Wohl aber wollen wir zum Schluß darauf hinweisen, daß man dem Ausdruck Symbiose auch einen erweiterten Sinn geben kann. Symbiose im engsten Sinne liegt vor, wenn die beiden Symbionten zusammen geradezu einen einzigen Organismus bilden, der formale oder funktionelle Eigenschaften erhält, die den Konstituenten nicht oder nicht in so hohem Grade eigen waren (Flechten, Leguminosen); eine schon geringere Anpassung tritt uns dann entgegen, wenn die beiden Symbionten nur so weit miteinander vereinigt sind, wie z. B. Clostridium Pasteurianum mit den zwei aeroben Bakterien, so daß sie eine formlose Zoogloea bilden (S. 394); von einer Symbiose kann man aber auch dann noch reden, wenn in der gleichen Ackererde nebeneinander grüne Algen und Clostridium Pasteurianum tätig sind und sich gegenseitig mit ihren Stoffwechselprodukten unterstützen[90]). Gehen wir nun einen Schritt weiter, so sehen wir Organismen, die nacheinander am gleichen Ort vorkommen, und von denen einer dem anderen den Boden vorbereitet, und diese Erscheinung können wir als Metabiose[91]) bezeichnen. Die nahen Beziehungen zwischen Symbiose und Metabiose leuchten ein. Von der weiten Verbreitung der Metabiose aber haben wir uns schon früher überzeugt, und wir können unsere Besprechungen über den Stoffwechsel der Pflanzen nicht besser beschließen, als wenn wir die Metabiose verschiedener früher besprochener Organismen in tabellarischer Form noch einmal Revue passieren lassen. Wir beschränken uns dabei im wesentlichen auf die beiden Elemente, die in unseren obigen Erörterungen stets die Hauptrolle gespielt haben, betrachten also den Kreislauf des Kohlenstoffes und Stickstoffes in der Welt der Organismen. Daß kein Stoff auf unserem Planeten verloren gehen kann, das sagt uns die Chemie; daß aber ein wirklicher Kreislauf der Stoffe auf der Erde stattfindet, das liegt nicht am wenigsten an der Erscheinung der Metabiose. Obwohl einige Pilze imstande sind, durch Ausscheidung unbekannter Stoffe das Substrat für sie selbst geeigneter zu machen[92]), würde doch jeder Organismus für sich allein sehr bald die Außenwelt derartig einseitig verändert haben, daß er nicht mehr lebensfähig wäre. Nur die Existenz zahlreicher verschieden funktionierender Organismen erlaubt die stete Wiederkehr neuen Lebens

---

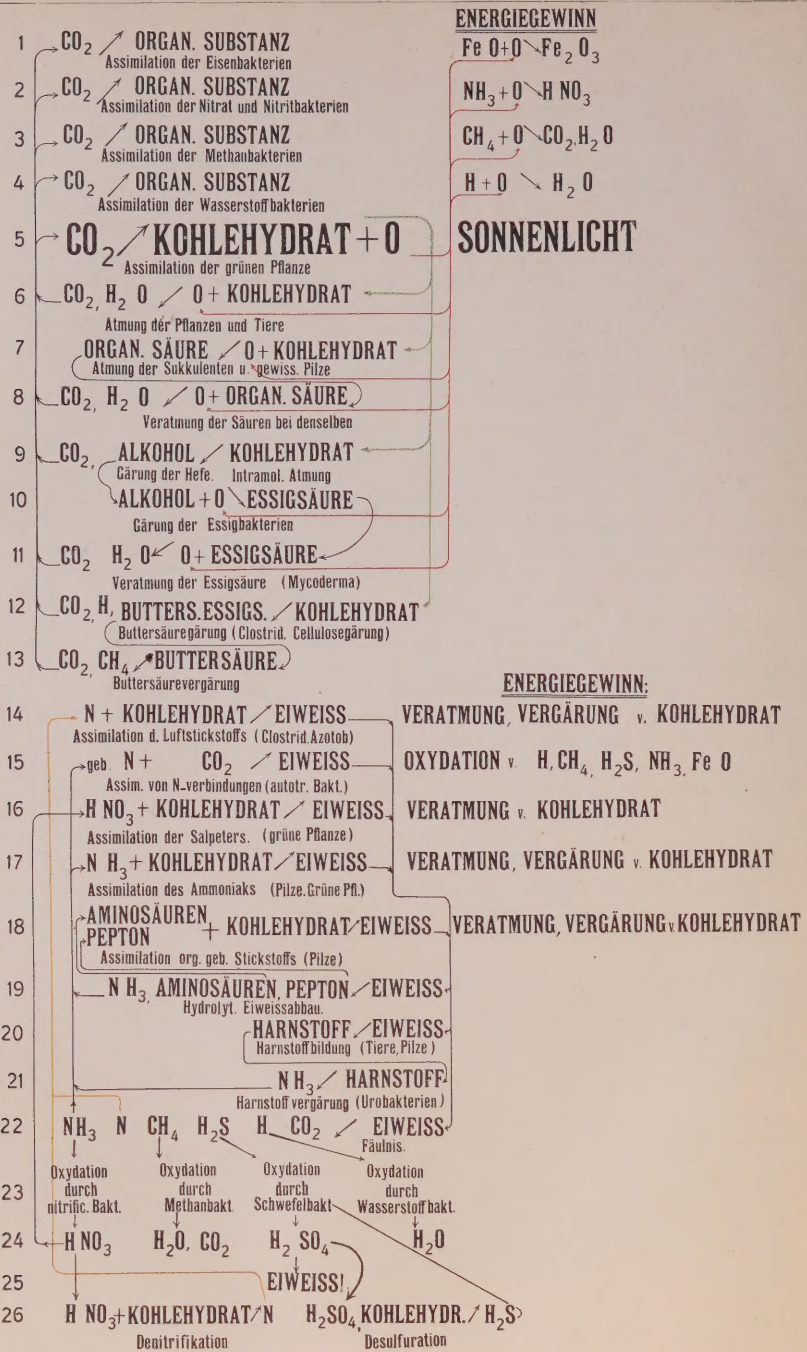
HEIM 1920 Cbl. Bakt. II **51** 12, u. 1920 Naturwiss. **8** 101 (Symbiose bei Bakterien). WETTSTEIN (1915 Oesterr. Bot. Zeitschr. **15** 145) beschreibt eine chlorophyllfreie Schlauchalge mit chitinhaltiger Zellhaut, die assimilierende Nostoczellen intrazellular beherbergt. CHOLODNYJ (1922 Ber. Bot. Ges. **40** 326) schildert symbiotische Vereinigung von Algen und eisenspeichernden Bakterien und auch echten Eisenbakterien (Leptothrix). Ueber Symbiose zwischen Bakterien und Pilzen s. BALLY 1917 Ver. Naturf. Ges. Basel **28**. BADEN 1915 Ann. of Bot. **29** 135

89) BUCHNER 1921 Tier und Pflanze in intrazellularer Symbiose, Berlin, u. 1922 Naturwiss. Wochenschr. **10** 143. Es sei noch besonders auf die Mitteilung PRINGSHEIMS (1915 Biol. Cbl. **35** 375) hingewiesen, in der durch Kulturversuche gezeigt wird, daß das mit Grünalgen, Zoochlorellen, in Symbiose lebende Paramaecium Bursaria ganz von jenen erhalten werden kann. Die Erkenntnis des symbiotischen Zusammenlebens von Protozoen mit Zoochlorellen und Xanthochlorellen geht auf K. BRANDT (1881) zurück. — Vgl. u. a. noch LIMBERGER 1918 Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. **127** Abt. I. — Ueber Leuchtsymbiose s. Kap. 19.

90) Dazu u. a. PRINGSHEIM 1920 Cbl. Bakt. II **51** 72, u. 1920 Naturwiss. **8** 101.

91) WARD 1899 Ann. of Bot. **13** 52.

92) NIKITINSKY 1904 Jahrb. Bot. **40** 1. LUTZ 1909 Diss. Halle. BROWN 1923 Ann. of Bot. **37** 105.



Kreislauf des Kohlenstoffes und des Stickstoffes.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

auf der Erde. Die nebenstehende Tabelle soll den Kreislauf des Kohlenstoffes und Stickstoffes in den Organismen darstellen. Sie macht keinen Anspruch auf Vollständigkeit; es könnte noch manches Stoffwechselprodukt angeführt, mancher Pfeil gezogen werden, die der Uebersichtlichkeit zuliebe weggelassen wurden. In den einzelnen Stoffwechselprozessen sind nur diejenigen Stoffwechselprodukte angeführt worden, die uns für den Moment interessieren. Chemische Gleichungen sind vermieden worden; die Ausgangs- und Endprodukte eines Vorganges sind durch Pfeile getrennt, die zugleich die Richtung des Reaktionsverlaufes angeben. Manche Prozesse erfolgen in Richtung links nach rechts; andere in umgekehrter Richtung. Ist ein Aufwand von Energie bei der Reaktion nötig, so ist der Pfeil ↗ aufwärts gerichtet; ein Gewinn von Energie wird durch den Pfeil ↘ angedeutet.

Durch fetten Druck ausgezeichnet steht unter Nr. 5 in der Tabelle die CO_2-Assimilation der grünen Pflanze, ein Prozeß, zu dem das Sonnenlicht die nötige Energie liefert. Von den beiden Produkten, die dabei entstehen, ist der Sauerstoff wichtig, weil er zahlreiche Oxydationen auszuführen vermag, die in den Zeilen 1—4 und 6, 7, 8, 10 und 11 aufgezeichnet sind. Das andere Produkt (Kohlehydrat) wird sowohl in der grünen Pflanze als auch in zahllosen anderen Organismen, in die es übergeht, durch Oxydation oder Spaltung direkt oder indirekt zu Kohlensäure und Wasser abgebaut. Der Sinn dieser Destruktion ist der Gewinn der chemischen Energie, die im Kohlehydrat als aufgestapelte Sonnenergie enthalten ist; das eine Endprodukt derselben (CO_2) ist wieder Nährstoff der grünen Pflanze. Da die Mehrzahl der Organismen Kohlehydrate nicht selbst zu bilden versteht, zeigt sich darin die zentrale Stellung der autotrophen Pflanze für das Leben auf der Erde; zu diesen gehören aber auch die unter 1—4 angeführten Bakterien, bei denen das aus CO_2 entstehende Assimilationsprodukt noch nicht bekannt ist; deshalb ist in der Tabelle nur von „organischer Substanz“ die Rede.

Die Verwendung der im destruktiven Stoffwechsel frei werdenden Energie (Zeile 1—4; 14—18) ist eine verschiedene. Unter anderem dient sie zweifellos auch zu zahlreichen Synthesen.

Die Tabelle berichtet auch über den Kreislauf des Stickstoffes. Die Reihen 14—18 stellen die Assimilation des freien oder des gebundenen Stickstoffes dar; weiter unten wird der Eiweißabbau behandelt.

So zeigt diese Tabelle die Hauptzüge des Stoffkreislaufes in der organischen Welt, wenigstens in qualitativer Hinsicht. Wie sich die quantitative Seite aller dieser Prozesse stellt, vermögen wir nicht zu überblicken.

19. Kapitel.

Energiewechsel[1]).

Wir haben jetzt ein Bild vom Stoffwechsel der Pflanzen gewonnen und gesehen, daß trotz der großen Mannigfaltigkeit sich doch überall zwei Grundvorgänge ergeben, die prinzipiell voneinander verschieden sind: Assimilation und Dissimilation. Die Bedeutung der Assimilation ist ohne weiteres verständlich; wir sehen, daß die Pflanzen dauernd wachsen, und zu der damit verbundenen Vergrößerung bedürfen sie notwendigerweise der Aufnahme von Stoffen aus der Umgebung und ihrer Verwandlung in Körpersubstanz. Weniger verständlich ist zunächst der Vorgang der Dissimilation, der zum Teil das wieder vernichtet, was die Assimilation geschaffen hat. Wir haben aber schon erkannt, daß dieser destruktive Stoffwechsel der Energiespendung dient. So schließt sich eine Betrachtung des Energiewechsels an die Behandlung des Stoffwechsels naturgemäß an.

Als Voraussetzung einer derartigen Betrachtung gilt das Gesetz von der Erhaltung der Energie. So wenig die Pflanze imstande ist, Stoff zu erschaffen, so wenig kann sie Energie erzeugen; sie kann Stoff und Energie nur von außen beziehen und kann sie verwandeln.

Als **Quellen der Energie** kommen hauptsächlich in Betracht die Wärme, die strahlende Energie, besonders des Lichtes, und die chemische Energie. In betreff der Wärme ist schon früher ausgeführt worden, daß alle pflanzliche Tätigkeit an bestimmte engbegrenzte Temperaturen gebunden ist. Damit ist aber durchaus nicht gesagt, daß die Wärme des Außenmediums eine Energiequelle für die Pflanze darstellt. Es besteht ja gar kein Zweifel darüber, daß die Pflanze Wärme aus ihrer Umgebung absorbieren muß, sobald sie tiefer temperiert ist als die Außenwelt. Und dieser Fall ist keineswegs selten. So ist im 4. Kapitel die Rede davon gewesen, daß die Transpiration Zufuhr von Wärme erheischt, und daß eine durch Transpiration sich abkühlende Pflanze dauernd Wärme aus der Atmosphäre aufnimmt. Die Tatsache ist aber ganz selbstverständlich, die Arbeitsfähigkeit der Pflanze wird dadurch nicht erhöht. Jedenfalls hat die Pflanze eine solche Wärmezufuhr von außen her nicht nötig[2]). Denn wir können uns vorstellen, daß sie durch ihre eigene Wärmeproduktion und Einschränkung der Transpiration dauernd etwas höher temperiert sein kann als ihre Umgebung, also ausschließlich Wärme an diese abgibt. — Daß die Pflanze elektrische Wellen, die ihr von außen geboten werden, auszunutzen versteht, ist nicht wahrscheinlich, jedenfalls wissen wir nichts davon, wir wissen im Gegenteil, daß die Pflanze ohne solche Energiezufuhr gedeiht. — Ganz anders verhält es sich mit den Lichtwellen. Wir

1) Vgl. Pfeffer 1892 Energetik (Abh. Kgl. Ges. Leipzig **18** 151) und ganz besonders Nathansohn 1910 Der Stoffwechsel der Pflanzen. Leipzig. Kap. 28, 30 und 1919 Kolloidchem. Beih. **11** 261. Pütter 1913 Hdwb. d. Naturwiss. **3** 499.
2) Vgl. hierzu auch Nathansohn, Stoffwechsel S. 397.

wissen, daß die grüne Pflanze die Lichtenergie zu ihrem Gedeihen nötig hat, daß sie Blattflächen entwickelt, um mit ihnen Licht einzufangen und zu absorbieren. Ein Teil der absorbierten Lichtenergie wird im Blatt in chemische Energie umgesetzt, die sich in den Assimilaten wiederfindet; erst diese chemische Energie der Assimilate und nicht das Sonnenlicht direkt leistet Arbeit — und zwar in der grünen Pflanze wie in der farblosen. Denn die letztere ist ja auf die Assimilate der grünen Pflanze angewiesen. Demnach spielt die Energie des Lichtes indirekt auch bei den heterotrophen Pflanzen die größte Rolle. Faßt man aber nur die nächsten Quellen der Energie ins Auge, so muß man sagen, daß diese zum Teil vom Licht, zum Teil auch von der Nahrung herrühren.

In welcher Weise wird nun die eingeführte Energie umgestaltet? So gut wie im Organismus chemische Verbindungen auftreten, die nur er zu bilden vermag, so gut könnten auch Energieformen in ihm entstehen, die anderwärts nicht bekannt sind. Einstweilen wissen wir aber von solchen spezifisch organischen Energien nichts. Aber wir kennen die Veränderungen der eingeführten Energie überhaupt nur sehr wenig. Der Forschung zugänglich sind vor allem die nach außen tretenden Endglieder der Verwandlungen, während über die Veränderungen im Innern nur Vermutungen aufgestellt werden können. Unter allen diesen Endgliedern der Verwandlung ist neben der potentiellen chemischen Energie, die in den Bau- und Betriebsstoffen darin steckt, die potentielle Energie, die durch Ueberwindung der Schwerkraft gewonnen wird, besonders wichtig. Das Wachstum, die Bewegungen, die der Organismus sowie seine Teile ausführen, gehören zu seinen auffallendsten und darum auch meiststudierten Leistungen. Ferner ist die Produktion von Wärme zu nennen als ein Vorgang von sehr großer Verbreitung, über dessen Bedeutung wir freilich nur wenig wissen, während wir über seine Ursachen genauer orientiert sind. Außer der Wärmebildung ist noch die Entstehung von elektrischen Strömen und von Licht in der Pflanze zu besprechen, zwei Erscheinungen, die bis heute in der Pflanzenphysiologie keine sehr bedeutende Rolle spielen.

Es ist jetzt noch unsere Aufgabe, die Entstehung der zuletzt genannten Energieformen in der Pflanze etwas näher zu betrachten und ihren Zusammenhang mit dem Stoffwechsel aufzudecken. Wir beginnen mit der **Wärme.**

Die Pflanze folgt im allgemeinen in ihrer Temperatur dem Außenmedium; sie gibt manchmal Wärme nach außen ab, manchmal nimmt sie solche von außen auf; sie entbehrt also besonderer Einrichtungen, wie sie die homöothermen Tiere besitzen, um eine konstante, von der Außenwelt unabhängige Temperatur zu erzielen. Durch Strahlung, außerdem aber, wie schon gesagt, durch Transpiration kann die Temperatur des Pflanzenkörpers sogar unter die der Umgebung herabgedrückt werden. Will man eine Produktion von Wärme in der Pflanze nachweisen, so gilt es demnach, die Strahlung und die Transpiration zu hindern und auch Wärmeverluste durch Leitung einzuschränken, andererseits natürlich auch die Ursachen eines Wärmegewinnes von außen, also vor allem Insolation, zu vermeiden. Die alleinige Unterdrückung der Transpiration bewirkt es oft schon, daß ein Pflanzenteil, der bisher unter der Lufttemperatur blieb, nunmehr eine Temperatur annimmt, die die Lufttemperatur etwas übersteigt.

Deutlicher läßt sich eine Temperatursteigerung nachweisen[3]), wenn man entweder von vornherein massige Pflanzenteile, die also eine im Verhältnis zu ihrem Volumen kleine Oberfläche haben, zur Untersuchung wählt, oder wenn man die Versuchsobjekte in größeren Mengen anhäuft und mit einem schlechten Wärmeleiter umgibt. So übersteigt die Temperatur in vielen Infloreszenzen die Temperatur der Luft um ein Beträchtliches; Ueberschüsse von 5—10° C sind keine Seltenheit. Erwärmungen um einige Grad kann man leicht durch Anhäufen von keimenden Samen, Vegetationspunkten, Blütenknospen in einer Kochflasche, wenn man diese mit einem schlechten Wärmeleiter umgibt, oder besser in Dewarschen Gefäßen erzielen, falls man dafür Sorge trägt, daß genügend Sauerstoff in sie eindringen kann. Sehr beträchtliche Temperatursteigerungen bekommt man auch durch die Laubblätter mancher Bäume, wenn man diese anhäuft[4]). Werden die gleichen Objekte in totem Zustande unter denselben Bedingungen beobachtet, so bleibt die Temperatursteigerung aus, wenn Mikroorganismen fern gehalten werden[5]). Handelt es sich aber um den Nachweis geringerer Temperaturdifferenzen an einzelnen Pflanzenorganen, so hat man sich der bekannten thermoelektrischen Methode zu bedienen; die zwei Lötstellen zwischen Drähten aus verschiedenen Metallen, z. B. Konstantan und Eisen, werden in Form von Nadeln hergestellt, die überfirnißt sind; die eine wird in den zu untersuchenden Pflanzenteil eingestochen, die andere befindet sich in Luft oder einem anderen Pflanzenteil, der als Vergleichsobjekt dient, und ein Galvanometer läßt aus der Größe seines Ausschlages auf die Temperaturdifferenz zwischen beiden Nadeln schließen[6]).

Auf diese Weise kann man aber nur qualitativ feststellen, ob eine Pflanze Wärme produziert oder nicht, die wichtigste Frage nach der Menge der produzierten Wärme läßt sich nur durch kalorimetrische Untersuchungen eruieren. Nach G. Bonnier[7]) kann 1 kg keimender Gerstenkörner in 1 Stunde etwa $3^1/_2$ Kilogrammkalorien entwickeln. Dagegen fand Peirce[8]) viel geringere Wärmeproduktion bei keimenden Erbsen, nämlich nur 0,5 Kilogrammkalorien pro kg und Stunde. Daß bei der Wärmeproduktion der Zustand der Pflanze und die äußeren Umstände eine große Rolle spielen, tritt nicht nur

3) Vgl. Leick 1911 Mitt. Naturwiss. Vereins Neuvorpommern **43** 7, u. 1916 Beih. Bot. Cbl. **33** I 309. Hier die Literatur seit den Göppertschen Untersuchungen von 1832. — U. a. führt Leick den Nachweis, daß Oelsamen während der Keimung mehr Wärme entwickeln als Stärkesamen.

4) Molisch 1908 Bot. Ztg. **66** 211.

5) Ob wirklich in den Versuchen mit lebenden Samen, Knospen und Blättern die Mikroorganismen genügend ausgeschlossen waren, muß dahingestellt bleiben.

6) Dutrochet 1840 Ann. sc. nat. Bot. (2) **13** 5. Rodewald 1887 Jahrb. wiss. Bot. **18** 263. Leick 1911 Mitt. Naturwiss. Vereins Neuvorpommern **43** 28. Tiessen zit. Anm. 18 (Methodik).

7) Bonnier 1893 Ann. sc. nat. Bot. (7) **18** 1. Noch höhere Werte fand Bonnier 1880 Bull. Soc. Bot. France **27** 141; diese sind aber sicher viel zu hoch, wie Rodewald (1883 Journ. f. Landwirtsch. **31** 439) nachwies.

8) Peirce 1912 Bot. Gaz. **53** 89. In der Peirceschen Apparatur gab eine lebhafte Maus in der Stunde 0,67 Kilogrammkalorien ab, d. h. 70mal soviel als seine pflanzlichen Objekte, wenn man die Wärmeproduktion auf gleiches Gewicht bezieht. — Uebrigens sind die Peirceschen Versuche mit den Bonnierschen nicht gut vergleichbar, da die letzteren $^1/_2$ Stunde, die ersteren aber 1 Woche lang liefen; die angeführten Peirceschen Zahlen sind Durchschnittswerte des 4. Versuchstages.

bei den kalorimetrischen, sondern auch schon bei thermometrischen Messungen hervor, denen wir uns jetzt zuwenden.

In auffallender Weise hängt die Wärmeproduktion vom Entwicklungszustand des Pflanzenteils ab, derart, daß im allgemeinen jugendliche Organe mehr Wärme produzieren als erwachsene; doch hat Dutrochet[9]) auch für die erwachsenen Stengel vieler Pflanzen einen Ueberschuß von 0,1 bis 0,3° C über die Lufttemperatur konstatieren können, wenn die Transpiration aufgehoben war. Aehnlich verhalten sich auch Hutpilze, während in Blättern und Früchten die Erwärmung geringer ausfällt. Aber es gibt auch Organe, die im erwachsenen Zustand die maximale Wärmeproduktion aufweisen, und gerade die stärksten Temperaturüberschüsse und die höchsten Temperaturen sind in ausgewachsenen Teilen von Blüten und Infloreszenzen nachgewiesen worden. An diese Objekte wird man sich überhaupt zu halten haben, wenn es sich darum handelt, die Wärmebildung in der Pflanze bequem zu demonstrieren, denn hier genügt oft schon das Gefühl zu ihrem Nachweis. Das Thermometer hat dann auch ergeben, daß die Infloreszenzen von Palmen und Cycadeen, sowie gewisse Teile der Blüte von Victoria regia[10]) nicht selten 10 und mehr Grad höher temperiert sind als die Luft, und namentlich bei Araceen werden noch viel höhere Werte erreicht. So fand Kraus[11]) an Thermometern, die von mehreren Keulen von Arum italicum umgeben waren, maximale Temperaturen von 49, und selbst 51°, und diese waren um 33 bzw. 40° C höher als die Lufttemperatur. In der Natur wird wohl durch Transpiration für die nötige Abkühlung gesorgt werden, denn die im Experiment gefundenen Temperaturen könnte die Pflanze auf die Dauer schwerlich aushalten. Besondere Anpassungen können freilich überall ausgebildet werden, und so kennen wir auch Bakterien, Pilze und andere Organismen, die durch hohe Lage ihres Temperaturmaximums ausgezeichnet sind, und die sehr lebhaft Wärme produzieren.

Da diese **thermophilen Mikroorganismen** auch ein hohes Temperaturminimum haben, siedeln sie sich auf insoliertem Erdboden an oder nutzen tierische Wärme aus, indem sie als harmlose Bewohner oder schädliche Parasiten den Leib homöothermer Tiere befallen. Besonders üppig entwickeln sie sich aber im gärenden Mist, in Laubstreuhaufen des Waldes, ferner in fermentierenden Tabakblättern usw., wo ihnen zunächst durch mesophile Vorläufer die Stätte bereitet wird. Von thermophilen Bakterien[12]) wird auch die allbekannte starke Temperaturerhöhung bewirkt, die nicht selten in aufgeschichtetem Heu wahrgenommen wird. Nach Miehe führen hier zunächst Bact. coli und Oidium lactis eine Temperatursteigerung bis zu 40° C herbei und machen dadurch erst die Entwicklung des eigentlichen Wärmebildners, des „orthothermophilen" Bac. calfactor, möglich. Dieser hat bei etwa

9) Dutrochet zit. Anm. 6. Leick zit. Anm. 3. Doyer zit. Anm. 23.

10) Knoch 1919 Bibliotheca botanica Heft 47.

11) Kraus 1894—95 Abh. Naturf. Ges. Halle **16** 35 u. 257. Leick 1910 Diss. Greifswald. 1921 Mitt. Naturwiss. Vereins Neuvorpommern **48** 1 (gute Zusammenfassung).

12) Cohn 1893 Ber. Bot. Ges. **11** (66). Miehe 1907 Selbsterhitzung des Heus. Jena. Ders. 1919 Naturw. Wochenschr. **18** 73 (Zusammenfassung). K. Noack 1912 Jahrb. wiss. Bot. **51** 593. Waksman 1919 Soil sc. **8** 71. Ueber Erwärmung des Heus ist auch zu vergleichen: Boekhout u. Ott de Vries 1909 Cbl. Bakt. II **23** 106, u. 1916 **44** 290.

30° C sein Minimum, und er kann dann bis nahezu auf 70° C (sein Maximum) die Temperatur des Heues steigern. In sterilisiertem Heu bleibt die Erwärmung aus. Man könnte versucht sein, zu glauben, daß im Stoffwechsel der Thermophilen das Verhältnis des Ansatzes zum Umsatz besonders klein, daß also die wärmespendende Dissimilation im Vergleich zu anderen Verrichtungen stark gefördert sei; in diesem Fall könnte man von einer „Wärmegärung der Thermophilen" reden. Nach Noack[13]) trifft aber diese Annahme nicht zu, der ökonomische Koeffizient (S. 324) hält sich vielmehr in den üblichen Grenzen.

Unter den äußeren die Wärmebildung bedingenden Einflüssen ist an erster Stelle die Temperatur selbst zu nennen, denn die Wärmebildung macht die Pflanze nicht etwa unabhängig von der Außentemperatur; ähnlich wie bei der Verbrennung der Kohle läßt sich der Beginn der Wärmeproduktion erst durch eine genügend hohe Temperatur erzielen. Die selbst erzeugte Wärme bietet also keinen Schutz gegen Frost. Die Knospen von Aesculus konnten bei 5—6° C das Thermometer nicht zum Steigen veranlassen, während sie bei ca. 20° einen Ueberschuß von 0,63° C ergaben; Weizenkeimlinge, die bei 11° einen Ueberschuß von 1,1° ergaben, erzielten 1,4° C bei 15° C. Es fehlt aber noch an systematischen Untersuchungen dieser Abhängigkeit; insbesondere müßte eingehend erforscht werden, ob mit dem Steigen der Außentemperatur über ein gewisses Maß die Wärmeproduktion von seiten der Pflanze wieder eingeschränkt wird; wie es scheint, ist das nicht der Fall.

Sehr häufig ist eine gewisse Gesetzmäßigkeit im zeitlichen Verlauf der Wärmeentwicklung beobachtet worden. Bei Arum[14]) hat die jugendliche Infloreszenz zunächst ungefähr denselben Wärmeüberschuß, wie beliebige andere Pflanzenteile. Die starke Erwärmung setzt erst mit der Oeffnung der Spatha gegen Abend ein, nimmt rasch an Intensität zu, um noch vor Mitternacht ein ausgesprochenes Maximum zu erlangen. Am nächsten Morgen ist wieder die Lufttemperatur erreicht, und es bleibt, abgesehen von einer zweiten geringfügigeren Erwärmung der Antherenregion am nächsten Vormittag, bei dieser einmaligen Erwärmung. Bei Victoria regia macht sich schon 9 Stunden vor Oeffnung der Blüte der Beginn der Erwärmung geltend, und diese steigt bald nach der Oeffnung (gegen Abend) auf ihren maximalen Wert, es tritt dann im Laufe der Nacht Abkühlung ein, aber auf diese folgt am Abend des zweiten Tages ein zweites, kleineres Maximum[15]). Solche Periodizität ist nun bei allen länger andauernden Wärmeproduktionen zur Beobachtung gelangt. Das Maximum zeigt nicht selten von Tag zu Tag eine Verschiebung nach vor- oder rückwärts, fällt aber auf die Tagesstunden, Vor- oder Nachmittag, anscheinend nie auf die Nacht[16]). Ueber die Ursache dieser Periodizität ist nichts Näheres bekannt, doch wird man vermuten, daß sie mit periodischen Aenderungen der Atmungsintensität zusammenhängen dürfte[17]).

In der Tat weist die Wärmeproduktion eine sehr enge Beziehung zur Atmung auf. Es wurde schon erwähnt, daß der oben geschilderte Versuch mit keimenden Samen nur dann gelingt, wenn für genügende Sauerstoffzufuhr gesorgt ist. Auch ist schon lange be-

13) 1920 Jahrb. wiss. Bot. **59** 413.

14) Leick 1921 zit. Anm. 11; hier auch Daten über Temperatursteigerung im Blütenstand von Dieffenbachia.

15) Knoch vgl. Anm. 10.

16) Kraus 1896 Ann. jard. bot. de Buitenzorg **13** 217.

17) Meyer u. Déléano 1911 u. 1913 Zeitschr. f. Bot. **3** 657; **5** 209. Ueber Versuche, tagesperiodische Schwankungen der Atmung auf Schwankungen in der Ionisation der Atmosphäre zurückzuführen, s. Spoehr 1915 Bot. Gaz. **59** 366 u. Stoppel 1920 Zeitschr. f. Bot. **12** 529. (Hier die Literatur.)

kannt, daß der Sauerstoffkonsum mit der Erwärmung steigt, und daß er bei den sich stark erwärmenden Blüten und Infloreszenzen ein ganz enormer ist. Eingehende Untersuchungen an Arum italicum hat schon Garreau[18]) ausgeführt, der eine fast vollkommene Proportionalität zwischen Sauerstoffaufnahme und Temperaturzunahme feststellte. Andererseits konnte Eriksson[19]) nachweisen, daß mit Entziehung des Sauerstoffes, also mit Beginn der intramolekularen Atmung, die Temperatur sich kaum über die der Luft erhebt. Bei Arum z. B. ergab sich ein Temperaturüberschuß von 0,2—0,3° bei intramolekularer Atmung, gegenüber 13—16,5° bei normaler Atmung, bei Raphanuskeimlingen von 0,2° C gegenüber 5,7° C. Bekannt ist aber, daß in Gärungen, auch wenn sie anaerob verlaufen, beträchtliche Erwärmungen des Gärsubstrates eintreten können. Eriksson fand z. B. unter bestimmten Versuchsbedingungen durch gärende Hefe einen Temperaturüberschuß von fast 4° C, während dieselbe Hefe die Temperatur nur um 0,2° C steigerte, wenn sie statt Traubenzucker Milchzucker erhielt, also keine Gärung erregen konnte. Brown[20]) berechnet, daß eine Hefezelle, falls Abstrahlung und Ableitung der Wärme verhindert wird, bei 37° so viel Wärme entwickeln könnte, daß sie genügen würde, um die Temperatur ihres Körpers pro Stunde um 106° zu heben, d. h. 70mal so viel, als ein ruhender Mann. Das stimmt mit der früher konstatierten Tatsache, daß das Leben aerober Pflanzen durch die intramolekulare Atmung nicht, das der Anaeroben aber durch die Gärung sehr wohl unterhalten werden kann. Wir erwähnen schließlich noch, daß auch durch traumatische Einflüsse (vgl. S. 342) eine Vermehrung der Wärmeproduktion beobachtet wurde[21]).

Diese Beziehungen erfahren am einfachsten eine Erklärung, wenn wir annehmen, daß die Atmung sowie die verwandte Gärung, falls Quellung und andere gleich zu nennende Prozesse ausgeschlossen sind, die Quelle der produzierten Wärme ist. Es ist ja früher darauf hingewiesen worden, daß bei der Oxydation organischer Stoffe und ebenso bei manchen Zerspaltungen chemische Energie frei werden muß, und in dieser frei werdenden Energie erblickten wir die Bedeutung der genannten Vorgänge. Daß nun diese frei werdende Energie teilweise oder völlig als Wärme auftreten kann, bedarf keines Beweises, da wir uns ja auch im gewöhnlichen Leben zur Erzeugung von Wärme der Verbrennung bedienen. Wohl aber kann man die Frage aufwerfen, ob die Atmung auch zur Erzielung der beobachteten Wärmemengen genüge. In den Versuchen Rodewalds[22]), die mit ruhenden Pflanzenteilen (reifen Aepfeln) ausgeführt wurden, ergab sich annähernd die Wärmemenge, die zu erwarten war, wenn die ganze chemische Energie des Atemmateriales in Wärme umgesetzt wurde. Nach Erfahrungen Bonniers[22]) aber an keimenden Samen wird bei kalorimetrischer Messung unter Umständen mehr Wärme gefunden als bei der Atmung, die am O_2-Konsum und an der CO_2-Bildung gemessen wird, entstanden sein kann. Nun gibt es ja auch andere

18) Garreau 1851 Ann. sc. nat. (3) **16** 250. Vgl. dazu Leick 1911 zit. Anm. 6, u. 1921 zit. Anm. 11.
19) Eriksson 1881 Unters. Bot. Inst. Tübingen **1** 105.
20) 1914 Ann. of Bot. **28** 197.
21) Richards 1896 Ann. of Bot. **10** 531. Tiessen 1912 Beitr. z. Biol. **11** 53.
22) Rodewald 1887—89 Jahrb. wiss. Bot. **18** 263; **19** 221; **20** 261. Bonnier 1893 Annal. sc. nat. (7) **18** 1.

Prozesse in der Pflanze, die zur Wärmebildung führen können, so Spaltungsvorgänge, ferner die Lösung von festen Körpern, die Mischung von Flüssigkeiten, ferner ganz besonders die Quellung und endlich die Reibung, z. B. die Reibung des Wasserstromes an den Gefäßwandungen. Inwieweit diese Prozesse im einzelnen tatsächlich neben der Atmung eine Rolle spielen, wissen wir nicht. Sie müssen aber, wie bei Leick [3]) (1916) nachzulesen ist, bei Bonnier eine große Rolle gespielt und als Fehlerquelle gewirkt haben. Tatsächlich fand auch Doyer [23]) in ihren Studien, in denen sie einmal die während der Keimung entbundene Wärme feststellte, außerdem den Energieverlust während der Keimung aus der Differenz der Verbrennungswärme der gekeimten und der nicht gekeimten Samen ermittelte, daß die gebildete Wärme geringer ist als der Energieverlust; mit anderen Worten: nur ein Teil des Energieverlustes wird als Wärme frei.

Tatsächlich könnten wir ja auch, wenn der gesamte Inhalt des Atmungsmateriales an chemischer Energie durch die Atmung direkt in Wärme übergeführt würde, an der früher gegebenen Deutung der Atmung nicht festhalten. Soll die Atmung eine Quelle der Energie zum Unterhalt des Lebensbetriebes liefern, so kann die chemische Energie nicht einfach in Wärme umgesetzt werden, denn sonst müßte man ja, wie schon hervorgehoben wurde, die Atmung durch von außen zugeführte Wärme ersetzen können, was nicht der Fall ist. Es müssen offenbar zunächst andere Energieformen in der Atmung erzeugt werden, die auf andere Weise nicht hergestellt werden können; die Wärme kann nur Endprodukt sein, die Zwischenprodukte der Energieverwandlung sind uns aber nicht zugänglich.

Damit soll nicht gesagt werden, daß die Temperaturerhöhung, die mit der Atmung verbunden ist, gleichgültig für die Pflanze sein müsse [24]). Im Gegenteil werden geradezu „Heizkörper", Thermophore, bei gewissen Pflanzen ausgebildet. Beim Aronsstab ist es ein bestimmtes Organ, nämlich die „Keule", welches die Wärme produziert. Diese Keule besteht nach den Untersuchungen von G. Kraus [25]) vor dem Aufblühen zu $^3/_5$ aus Wasser, zu $^2/_5$ aus Trockensubstanz; und in der Trockensubstanz finden sich 75 Proz. Kohlehydrate, die im Laufe weniger Stunden nachweislich fast vollkommen zu Kohlensäure und Wasser verbrennen, während die N-haltige Substanz intakt bleibt. Die Keule ist aber ein ausgewachsenes Organ, das bald nach der Blüte funktionslos wird, und in dem während der rapiden Verbrennung irgendwelche besondere Leistungen, wie sie in wachsenden Organen

23) 1915 Rec. trav. bot. néerl. **12** 369. — Damit decken sich die Ergebnisse älterer Versuche Rodewalds (1883 Journ. f. Landwirtsch. **31** 407); er bestimmte den Substanzverlust während der Keimung und berechnete aus dem Verbrennungswert der veratmeten Stoffe (Stärke oder Stärke und Fett), wieviel Kalorien bei der Atmung von 1 g Trockensubstanz abgegeben werden. Verglich er damit den kalorimetrisch ermittelten Unterschied im Verbrennungswert von Samen einerseits, Keimlingen andererseits, so erhielt er geringere Kalorienbeträge. Es hatte also Energiebindung im Keimungsstoffwechsel stattgefunden, wohl im Zusammenhang mit dem Eiweißstoffwechsel. Vgl. auch Leick 1916 Biol. Cbl. **36** 245.

24) Euler 1911 (Zeitschr. f. allg. Phys. **12** 364) führt aus, daß vielleicht auch die lokal (im Molekül!) sehr hohe Temperatur eine Bedeutung für die Pflanze gewinnen kann.

25) Kraus 1894–95 zit. Anm. 11. Vier verschiedene Typen der Heizkörperbildung bei den Araceen, ausgehend von dem einfachsten bei Monstera und schließend mit dem kompliziertesten bei Arum, beschreibt Leick 1915 Ber. Bot. Ges. **33** 518. Die genannte Reihe entspricht vermutlich der stammesgeschichtlichen Entwicklung.

stattfinden müssen, gar nicht vermutet werden können. Es läßt sich also in diesem Fall die Annahme, es werde die ganze Kohlehydratmenge ausschließlich direkt zur Wärmebildung verbraucht, gar nicht umgehen. Man wird daher bei Arum und überhaupt bei den wärmeproduzierenden Blüten die auftretende Wärme als Hauptprodukt betrachten, das seine Bedeutung in der Anlockung von Insekten hat, wie das von Delpino [26]) und Kraus [25]) ausgeführt wurde. Bei den Palmen dient die Wärme vielleicht auch zur Sprengung der Spatha [27]). Man wird diese Wärmeproduktion in den Blüten als ein Phänomen sui generis bezeichnen müssen, das biologisch mit der Wärmeproduktion an anderen Orten nichts zu tun hat, wenn auch die Wärme, rein physiologisch betrachtet, auf die gleiche Weise erzeugt wird, wie bei der gewöhnlichen Atmung aller Organismen.

Wir kommen zur Behandlung der **Produktion von Licht** durch die lebende Pflanze [28]). Die Aussendung von Licht ist eine vergleichsweise seltene Erscheinung. Das „Leuchten" ist im Pflanzenreich auf gewisse Pilze und Bakterien beschränkt [29]). Es ist unmittelbar an den Lebensprozeß gekettet, und man hat bis jetzt eine Substanz, die Lichtstrahlen aussendet, noch nicht aus dem Organismus isolieren können, obwohl leblose leuchtende Substanzen bekannt sind. Das Leuchten beruht nicht etwa auf „Lichtspeicherung", sondern es ist von einer vorhergehenden Beleuchtung ganz unabhängig; leuchtende Bakterien und Rhizomorphen senden auch bei andauernder Dunkelkultur ihre Strahlen aus. Zweifellos steht fest, daß das Leuchten nur bei Sauerstoffzufuhr vor sich geht (vgl. S. 174), also einem Oxydationsprozeß entspringt. Man kann es aber nicht ohne weiteres auf die Atmung zurückführen, denn unter gewissen Umständen, insbesondere bei hoher Temperatur, hört das Leuchten auf, während die Atmung gesteigert wird. Vielfach geht das Leuchtvermögen einer bestimmten Spezies durch hohe Temperatur oder durch andere Einwirkungen dauernd verloren, obwohl Wachstum und Atmung ungeschwächt weiter gehen. Beijerinck [30]) hat für die von ihm studierten Bakterien auch nachweisen können, daß das Leuchten von der Gegenwart bestimmter Nährstoffe abhängt. Peptone sind unerläßlich [31]); Zucker ist vorteilhaft, damit die Leuchtbakterien durch Säurebildung die H-Ionenkonzentration regulieren können [31]). Ueber den vielbehandelten Einfluß von Salzen ist von neueren Arbeiten zumal die von Gerretsen [32]) nachzulesen. Was die Ursache des Leuchtens angeht, so ist es gelungen [32]), Leuchtbakterien durch Bestrahlung mit ultravioletten Strahlen abzutöten, während das Leuchten noch eine Zeitlang anhielt. Man glaubt daher an enzymatische Bedingtheit des Leuchtprozesses: die Leuchtbakterien sollen intrazellulär einen Leuchtstoff, Photogen, der in jeweils geringer Menge aus einer Photogenase genannten Vorstufe enzymatisch gebildet wird, produzieren. Das Photogen soll dann, vielleicht unter Mitwirkung eines sauerstoffüber-

26) Delpino 1870. Vgl. Hildebrand, Bot. Ztg. 28 590.
27) Kraus 1896 zit. Anm. 16.
28) Pratje 1923. Ergebn. d. Phys. 21 166.
29) Lit bei Molisch 1912 Leuchtende Pflanzen. 2. Aufl. Jena.
30) Beijerinck 1890 Mededel. Akad. Amsterdam Natuurk. II 7.
31) Vgl. aber Chodat u. Coulon 1916 Arch. sc. phys. et nat. 237.
32) 1921 Cbl. Bakt. II 52 353.

tragenden Enzyms, der Luciferase Dubois', oxydiert werden und das Leuchten bedingen.

Von größtem biologischen, insonderheit zoologischen Interesse sind die Arbeiten Buchners[33]), die dem Nachweis gewidmet sind, daß das Leuchten der Tiere, Protozoen wie Metazoen, auf eine vielfach zyklische (S. 403) Symbiose mit Leuchtbakterien, die sich in den tierischen Zellen ansiedeln, zurückzuführen sei. Auf Einzelheiten können wir hier nicht eingehen.

Wir wenden uns nunmehr einer dritten Energieform zu, die in Pflanzen zur Beobachtung gelangt, nämlich der **Elektrizität.** Es ist schon lange bekannt, daß man von unverletzten lebenden Pflanzenteilen elektrische Ströme ableiten kann, die mit Hilfe eines Galvanometers oder des Kapillarelektrometers nachgewiesen werden. Legt man nichtpolarisierbare Elektroden an ein Laubblatt derart, daß die eine Elektrode das Mesophyll, die andere die Mittelrippe berührt, so findet man in der Regel einen positiven Strom, der in der Richtung von der Rippe zur Blattfläche geht. Die Rippe verhält sich also positiv gegenüber der Blattfläche, verhält sich ferner ebenfalls positiv gegen die schwächeren Seitennerven. Verbindet man aber zwei symmetrisch zur Rippe gelegene Punkte, so erhält man keinen Strom; ebensowenig wenn man zwei beliebige Punkte eines Stengels verbindet. Treten, wie im letztgenannten Fall, in der intakten Pflanze keine Ströme auf, so lassen sie sich erzielen, wenn man Einschnitte oder Quetschungen anbringt, und es wird dann diejenige Elektrode positiv, die der Verletzung zunächst liegt. Verbindet man die intakte Epidermis mit dem Querschnitt eines Blattes, so ergibt sich ein Strom in der Richtung nach der Verletzungsstelle; dieser wechselt aber seine Richtung, wenn nun die Epidermis abgetragen wird, wenn also ein Längsschnitt mit einem Querschnitt verbunden wird[34]).

Kunkel[35]) machte den Versuch, alle derartigen Ströme auf eine einzige Ursache, nämlich auf Wasserströmungen, zurückzuführen. Daß durch Wasserströmung tatsächlich Störungen des elektrischen Gleichgewichtes verursacht werden können, ist einwandsfrei erwiesen. Die oben kurz angeführten Erfolge an der lebenden unverletzten Pflanze, die natürlich das größte Interesse in Anspruch nehmen, wären nach Kunkels Auffassung nur dadurch bedingt, daß Nerven und Blattfläche in verschiedenem Grade benetzbar sind, und daß beim Ansetzen der feuchten Elektroden an beiden Stellen verschiedenartige Wasserströmungen entstehen sollen. Danach müßte also die beobachtete Elektrizität sich ebensogut am toten Blatt einstellen.

Die Kunkelsche Anschauung hat der Kritik nicht standhalten können; denn spätere Untersuchungen[36]) haben gezeigt, daß die elektrischen Ströme in der Pflanze ein viel komplizierteres Phänomen sind. Wasserbewegung kann zwar eine Ursache derselben sein, aber sie ist zweifellos weder die einzige noch auch die wichtigste. Es gelingt nämlich, wie Haacke zeigte, auch an überall gleichmäßig benetzbaren Blättern von Wasserpflanzen, während sie von einer dünnen Wasserschicht bedeckt sind, einen Strom abzuleiten. Andererseits läßt sich k e i n deutlicher Einfluß der sehr lebhaften Wasserbewegungen, die mit der Transpiration verknüpft sind, auf die elektrischen Er-

33) 1921 Tier und Pflanze in intrazellulärer Symbiose. Berlin. 1912 Naturwissensch. **10** 1 u. 30; dazu Pratje Anm. 28.
34) Vgl. auch Loeb u. Beutner 1912 Biochem. Zeitschr. **41** 1.
35) Kunkel 1878 Arb. bot. Inst. Würzburg **2** 1.
36) Haacke 1892 Flora **75** 455.

scheinungen nachweisen. Dagegen hängen letztere in auffallender Weise mit der Lebenstätigkeit der Pflanze zusammen. Getötete Blätter zeigen die normalen Ströme nicht. Auch hängt das Auftreten von Elektrizität deutlich von der Atmung ab; mit der Absperrung des Sauerstoffes hören die Ströme sofort auf, bei stark atmenden Pflanzenteilen, z. B. den vorhin besprochenen Aruminfloreszenzen, sind sie ganz besonders intensiv. Aber auch mit der CO_2-Assimilation sind Veränderungen in der elektrischen Spannung verbunden. Bei chlorophyllfreien Organen ändert eine Verdunkelung nichts an dem beobachteten Strom, dagegen wird er an chlorophyllführenden Pflanzenteilen durch eine Verdunklung sehr wesentlich beeinflußt. Endlich wäre zu erwähnen, daß bei Pflanzen, die wie Mimosa und Dionaea lebhafte Reizbewegungen ausführen, mit diesen Bewegungen auffallende und gesetzmäßige elektrische Strömungen Hand in Hand gehen [37]).

Man wird aus dem Angeführten entnehmen dürfen, daß elektrische Spannungsdifferenzen in der Pflanze überall da auftreten, wo chemische oder physikalische Unterschiede im Verhalten benachbarter Teile zustande kommen [38]). Stoppel [39]) und andere Forscher haben darauf aufmerksam gemacht, daß der früher (S. 30) erwähnte Unterschied im osmotischen Werte benachbarter Zellen Konzentrationsketten schafft, die Potentialdifferenzen und damit elektrische Ströme ergeben. Jedenfalls wird man vor allem in chemischen Umsetzungen die Hauptquelle der pflanzlichen Elektrizität zu erblicken haben. Demnach können zwischen einzelnen Zellen und ganzen Geweben, aber ebensogut zwischen den Teilen einer Zelle oder sogar eines Zellorgans solche Spannungen sich einstellen [40]).

Hier sei nochmals kurz daran erinnert, daß in Pflanzengeweben auch die Bedingungen zur Entstehung von Membranströmen (Lokalströmen) [41]) gegeben sind: sie werden sich stets dann einstellen, wenn in einem System von Kapillaren — und als solches kann man eine Plasmamembran, wie jedes andere Gel, auffassen — ein Ausgleich der elektrischen Spannungen durch die Kapillaren einerseits, die festen Membranteilchen andererseits ermöglicht wird. Wie auf solche Weise elektroosmotische Erscheinungen zu „erzwungenen Wasserbewegungen" führen und auf dieser Grundlage vielleicht Blutungs- und verwandte Erscheinungen der Erklärung näher gerückt werden können, ist bei Stern (vgl. auch S. 107) und bei Nathansohn nachzulesen. Erwähnt wurde schon (S. 345), daß die Lokalströme nach dem letztgenannten Forscher stenolytische Wasserzersetzung verursachen; von den naszierenden Produkten der Elektrolyse soll der naszierende Sauerstoff das dem molekularen unzugängliche Atmungsmaterial oxydieren, der naszierende Wasserstoff aber als Akzeptor für molekularen Sauerstoff dienen. So findet fortgesetzte

37) Munck 1876 Arch. f. Anat. u. Phys. S. 30. Burdon-Sanderson 1888 Phil. Transact. **179** 417. Vgl. auch Fitting Ergebnisse der Physiologie **5** 200.

38) Vgl. auch Potter 1911 Proc. Roy. Soc. B **84** 260, Nathansohn 1910 Stoffwechsel S. 442 u. f. Bethe 1910 Scientia 8. Bologna.

39) 1920 Zeitschr. f. Bot. **12** 529.

40) Weiteres über Ursache und Bedeutung elektrischer Ströme für die pflanzlichen Lebenserscheinungen bei Biedermann 1895 Elektrophysiologie. Jena. Pfeffer, Physiologie **2** 861. Vgl. ferner u. a.: Löb u. Beutner 1912 Biochem. Zeitschr. **41** 1. Beutner 1920 Entstehung elektrischer Ströme in lebenden Geweben. Stuttgart. Ders. 1923 Ann. of Bot. **37** 673. Rohonyi 1914 Biochem. Zeitschr. **66** 232 u. 248; 1922 **130** 68; **132** 309. Löb 1922 Journ. gen. phys. **4** 351. Haynes 1923 Ann. of Bot. **37** 95 u. 679. — Die Frage, ob die Luft durch physiologische Vorgänge ionisiert wird, untersuchten Ursprung u. Gockel (1918 Ber. Bot. Ges. **36** 184) mit negativem Erfolg.

41) Nathansohn 1919 Kolloidchem. Beih. **11** 261. Stern 1919 Zeitschr. f. Bot. **11** 561.

Depolarisation statt, und das Fortbestehen der Lokalströme und ihre dauernde Wirkung im Dienst des Organismus wird ermöglicht. Durch solche Ueberlegungen versuchte NATHANSOHN die ursächliche Verknüpfung von physiologischer Oxydation und Arbeitsleistungen der Pflanze aufzuhellen.

Unter allen Leistungen der Pflanze tritt, wie schon früher bemerkt, die **Produktion mechanischer Energie** am meisten hervor, und die durch sie vermittelten Bewegungen sind ungleich genauer studiert als die elektrischen, thermischen und Lichterscheinungen. Zum Teil sind wir mit diesen Bewegungen schon bekannt, denn bei Besprechung der Aufnahme und Verarbeitung der Stoffe in der Pflanze mußte auch deren Bewegung behandelt werden, und so haben wir auch mehrfach der bei der Stoffbewegung in der Pflanze wirksamen Kräfte gedacht. Im 2. Bande werden noch andere Bewegungen ins Auge zu fassen sein: die freie Ortsbewegung niederer Pflanzen, die dieser analoge Protoplasmaströmung innerhalb der Zelle und schließlich die zahllosen Bewegungserscheinungen an festgewachsenen Pflanzenteilen. Bei allen diesen Bewegungen muß die Pflanze innere wie äußere Widerstände überwinden; sie hat also Arbeit zu leisten. Auch ohne eine genauere Kenntnis der einzelnen Bewegungsformen können wir summarisch untersuchen, woher die Pflanze die zu ihrer Ausführung nötige Energie nimmt.

Dabei stoßen wir wieder zunächst auf die chemische Energie, der zweifellos auch bei den Bewegungen eine fundamentale Rolle zukommt. Gewiß ist diese zum Teil eine indirekte, insofern als ohne die chemische bei der Atmung frei werdende Energie überhaupt ein Aufbau der Pflanze, also die Herstellung des Apparates, der die Bewegungen auszuführen hat, unmöglich ist. Aber auch an der direkten Mitwirkung der im Betriebsstoffwechsel frei werdenden Energie ist nicht zu zweifeln, denn man weiß, daß zahllose Bewegungserscheinungen auf das engste an die Atmung gekettet sind und bei intramolekularer Atmung der meisten Pflanzen sofort stillstehen. Damit ist jedoch nur nachgewiesen, daß die Atmung unerläßliche Bedingung für die Bewegung ist, nicht daß sie die Energie dafür liefert[42]). Es ist aber sehr wahrscheinlich, daß die Atmung häufig eine direkte energetische Bedeutung hat, mit anderen Worten, daß die frei werdende chemische Energie in mechanische umgewandelt wird. Aber zu beweisen ist diese Vermutung nicht. Man beruft sich ja gewöhnlich bei Behandlung der Bedeutung der Atmung auf die Arbeitsleistung durch andere Verbrennungen. Bei diesen, z. B. bei der Verbrennung von Holz oder Kohle in der Dampfmaschine, findet aber zunächst eine Verwandlung der chemischen Energie in Wärme statt, und erst die Wärme leistet Arbeit. In der Pflanze kann aber, wie schon oben auseinandergesetzt wurde, die in der Atmung erzeugte Wärme keine große Rolle spielen, da sie sich nicht durch anderweitig erzeugte Wärme ersetzen läßt. — Aber selbst wenn der exakte Nachweis vorläge, daß die Atmung eine rein energetische Bedeutung haben kann, so wären wir mit dieser Konstatierung noch nicht befriedigt, denn es fehlen uns alle Kenntnisse darüber, wie ihre chemische Energie direkt in mechanische umgewandelt wird[43]).

42) PFEFFER 1892 Energetik. (Abh. Kgl. Sächs. Ges. Leipzig **18** 151.)
43) Vgl. hierzu EULER 1911 Zeitschr. f. allg. Physiol. **12** 364. NATHANSOHN zit. Anm. 38 u. 41.

Unter diesen Umständen gewinnen die anderen Energieformen, die in vielen Fällen als nächste Ursachen von Bewegung erkennbar sind, an Interesse, weil sie viel durchsichtiger, leichter verständlich sind, und es ist das besondere Verdienst W. Pfeffers[42]), auf Kräfte, die in der Pflanze Arbeit leisten, ohne direkt mit der Atmung zusammenzuhängen, nachdrücklichst hingewiesen zu haben. Solche Unabhängigkeit von chemischer Energie findet sich etwa in folgenden Fällen:

1. In der Wirkung der osmotischen Energie, die nicht nur zu Bewegungen der Nährstoffe, sondern auch zu gewaltigen Druckleistungen und Spannungen in der Pflanze führt. Die osmotische Energie eines Stoffes ist dabei von dessen Leistungen in chemischer Hinsicht unabhängig und kann deshalb nicht aus seiner Verbrennungswärme abgeleitet werden. Ein von Pfeffer angeführtes Beispiel mag das näher erläutern. Nehmen wir an, der osmotische Druck sei durch im Zellsaft gelöste Glukose bewirkt, dann haben wir einen Körper, der nicht nur eine hohe osmotische, sondern auch eine bedeutende chemische Energie besitzt. Denken wir uns aber, daß die gesamte Glukose zu Oxalsäure veratmet wird, so ist mit dieser Oxydation ein Verlust des Zellsaftes an chemischer Energie gegeben, während gleichzeitig die osmotische Energie verdreifacht wird. Es können also stark oxydierte Stoffe mit geringem Inhalt an chemischer Energie große Mengen von osmotischer Energie aufweisen.

2. Unabhängig von chemischer Energie sind ferner alle die Vorgänge, die der Leistung von „Oberflächenenergie“ entspringen. Dahin gehören u. a. die Erscheinungen der Quellung und Oberflächenspannung, über deren oft ansehnliche Leistungen in pflanzlichen Bewegungen im Bd. 2 zu berichten sein wird.

3. Auch die „Formenergie“, die uns z. B. bei der Kohäsion der Körper entgegentritt, wäre hier zu nennen, und endlich

4. die Kristallisations- oder Ausscheidungsenergie, die offenbar beim Wachstum der Zellmembran eine wichtige Rolle spielt.

Die mechanischen Leistungen dieser Energieformen lassen sich vielfach direkt messen, und deshalb wurde oben gesagt, sie seien leichter verständlich als die chemische Energie, deren mechanische Leistung uns unbekannt ist. Man darf aber nie vergessen, daß die chemische Energie trotzdem in der Pflanze eine grundlegende Rolle spielt, und es ist meistens prinzipiell verfehlt, die beobachteten Bewegungen nur auf die besser bekannten Kräfte zurückzuführen, die anderen aber zu ignorieren.

Der Ueberblick über die Energieformen in der Pflanze zeigt uns vor allem, wie weit wir noch vom Ziele, eine wirkliche Einsicht in den Energiewechsel zu gewinnen, entfernt sind. Das ist übrigens auch gar nicht anders zu erwarten, da ja auch in der anorganischen Welt eine solche lückenlose Einsicht bei weitem nicht erreicht ist.

Register.

A.

Abbau des Chlorophylls bei N-Mangel 235.
— des Phycocyans bei N-Mangel 235.
Abfallprodukte 299.
Absalzung 107.
Absorption im Boden 236.
— des Lichtes durch Chlorophyll a und b 179, 227.
— — durch Purpurbakterien 384.
— — durch Rohchlorophyll 177.
Absorptionsbänder des Chlorophylls a und b 183.
— der Karotinoide 178.
Absorptionsvermögen 177.
Acetaldehyd 275, 295, 314, 343, 353, 359, 363, 370.
Acetaldehydbisulfit 354.
Acetamid 39, 309.
Acetatorganismen 304.
Ackerboden, Nitrifikation im A. 391.
— S-Bakterien im A. 383.
— Stickstoffbindung im A. 397.
— Zelluloseabbau im A. 375.
Acroleinlignin 311.
Acrylsäure im Holz 311.
Adsorption 243.
— von Blausäure an Grenzflächen 345.
— von Enzymen 260.
— von Urethan an Grenzflächen 211.
Adsorptionsmethode 260.
— chromatographische 178.
Adsorptionsverdrängung 133.
Adventivoxalat 245, 335.
Aerob, aerophil, aerophob 359.
Agglutination 400.
Aggregation 316.
Aktivatoren von Enzymen 263.
— der Gärung 358.
Aktivität des Bodens 49.
Akzeptorbildung bei CO_2-Assimilation 192, 393.
Alanin 4, 240, 263, 275, 292, 307.
Albumine 242.
Albumosen 240.
— im Aleuronkorn 240.
— diastatische Wirkung 262.
Aldehyde 4, 295 f.
Aldehyde in Chlorophyllpräparaten 185.
Aldehydmutasen 354.
Aldohexosen 349.
Aldol 295.
Aleuron 273.
Algen, Atmung 329.
— mineralische Nahrung 137.
— Enzyme 313.
— saprophytische 300, 304.
— N-Quellen 234.
Alkalioxalate 245.
Alkalizeolithe 153.
Alkaloide 5, 250, 293.
Alkohol (Aethylalkohol) 4, 32, 39, 343.
— als Kampfmittel 361.
Alkoholbildung durch Hefe 360.
— durch höhere Pflanzen 363.
Allantoin 250.
Allin 4.
Allozimtsäure 306.
Aluminium 132, 144.
— als Enzymaktivator 263.
— Verfestigung des Plasmas durch A. 27.
Amandin 242.
Amaryllisspaltöffnung 75.
Ameisensäure 4, 353, 374, 376, 382.
— bei Assimilation 190.
— bei Carnivoren 317.
— Vergärung 377.
Amide im Eiweißmolekül 242.
Amidoorganismen 308.
Aminacidoxydase 275.
Amine 250.
Aminoacetaldehyd 240.
Aminoäthylalkohol 250.
Aminobernsteinsäure 241.
Aminobuttersäure 240.
Aminoglutarsäure 241, 370.
Aminoisovaleriansäure 240.
Aminokapronsäure 240.
Aminosäuren 4, 240, 292.
— Aufbau der A. 246.
— diastatische Wirkung 263.
— im Humus 310.
— Nährstoffe für Pilze 309.
— tertiäre 358.
— Vergärung der A. 358.
— amide 4, 292 ff.

Aminovaleriansäure 292.
Amygdalin 5, 146, 264.
Amylase 264.
Amyloamylose 257.
Amyloerythrin 257.
Amyloid 269.
Amylopektin 256, 257.
Amylophosphorsäure 257.
Amylose 256 f.
Ammoniak, Absorption im Boden 231, 371.
— Assimilation 245.
— Entgiftung 249.
— Einfluß auf Flechten 411.
— Einfluß auf Nitrobakterien 390.
— Oxydation 385 f.
Ammoniakorganismen 308.
Ammonium, schwefelsaures, als Dünger 238.
Ammoniumbikarbonat als Dünger 238.
Ammoniumkarbonat 39.
Ammoniumsalze als N-Quelle 232.
— Permeabilität 36, 286.
Anaerobe 359, 370.
— obligate 369.
Anaerobiose im Boden 40, 396.
Analyse, quantitative 6.
Anaesthetica inaktivieren Chlorophyl 210.
Angriff, asymmetrischer und symmetrischer 306.
Anhydrozucker 257.
Anorgoxydanten 392.
Ansatz 352.
Antagonismus 37, 144, 390.
Ante 11.
Anthochlore 299.
Anthocyan 5, 10, 229, 298.
— Spaltung durch Hefen 306.
Anthocyanidine, Anthocyanine 5, 298.
Antigene 322.
Antipoden, optische 305.
Antitoxine 322.
Apatit 148.
Aepfelsäure 4, 248, 336, 377.
Apochlorose 300.
Arabinose 4, 270, 304.
Arachinsäure 271.
Arbeitsleistung der Menschen 231.
Arginase 275.
Arginin 241, 248, 292.
Aschenanalyse 131.
Aschenmenge 131.
Aschensubstanzen für Pilze 301.
Asparagin 4, 241, 248, 293, 309, 390.
— als Enzymaktivator 263.
Asparaginaldehyd 247.
Asparaginbildung 294.
Asparaginsäure 4, 241, 248, 292, 293.
Assimilate, Abwärtswanderung im Holz 289.
— Quantität 194 f., 197.
— inaktivieren Chlorophyll 210.
Assimilation des Kohlendioxyds 169 ff.
— und Absorption 223.
— und Atmung 329.
— und Lichtintensität 214.
— und Kohlensäurezufuhr 202.
Assimilation und Temperatur 211.
— des N durch autotrophe Pflanzen 231.
— des N durch Pilze 306.
— des Wassers bei der Atmung 364.
Assimilationsenergie der Carnivoren 318.
Assimilationsgleichung 186.
Assimilationsintensität von Carnivoren 318.
— von Sonnen- und Schattenpflanzen 198.
— in den Tropen 197.
Assimilationskurve, zweigipfelige 210.
Assimilationsmaxima der grünen Pflanzen 220.
— der Rotalgen 224.
— der Braunalgen 224.
— der Diatomeen 224.
— der Kyanophyceen 225.
Assimilationsprodukt, erstes 186.
Assimilationsquotient 172, 191.
— sukkulenter Pflanzen 173.
Assimilationszahl 183.
Assimilationszeit 183.
Asymmetrische Synthese 266.
Aether 33.
Aethylchlorophyllid 181.
Atemhöhle 70, 84.
Atemwurzeln 50.
Athiorhodaceen 385.
Aethylalkohol 295, 370 (s. Alkohol).
Aetiophyllin 179.
Atmometer 70.
Atmung 332.
— und Assimilation 329.
— Verhältnis zur Assimilation bei sinkender Temperatur 340.
— Bedeutung 346.
— eiweißreicher Blätter 339.
— ergastogene Beeinflussung 341.
— und Gifte 342.
— intramolekulare 343, 361.
— und Licht 339.
— Methodik 316.
— als Oberflächenreaktion 344.
— von Samen 327.
— periodische Schwankungen 339.
— und Temperatur 340.
Atmungschromogene 366.
Atmungsdehydrasen 365.
Atmungsenzyme 324, 361.
Atmungsgaswechsel 331.
Atmungsintensität 326.
Atmungspigmente 366.
Atmungsquotient 332, 342, 362.
— in Pilzkulturen 338.
Atmungstheorie, elektrochemische 345.
Auftrieb 110.
Ausbeute 223, 226, 227.
— bei Nitrifikation 389.
— bei Stickstoffbindung 395 f.
Ausflußmenge 98.
Ausscheidungen im Zellsaft 38.
Austauschazidität 159.
Austauschfähigkeit 64.
Austauschzeolithe 154.
Autokatalyse 358.
Autolyse 259, 260, 293.

Autotrophe Bakterien 379.
Autotrophie 169, 300, 379.
Autoxydation 345, 364.
Avenin 243.
Azeton, Lösung des Chlorophylls in A. 178.
Azidität 10.
— des Bodens 158 f.
— hydrolytische 159.
— physiologische 234.

B.

Bakterien, grüne 384.
— pathogene 304.
— nitrifizierende 385.
— stickstoffbindende 394.
Bakteriengallen 401.
Bakteriochlorin, -erythrin, -purpurin 384.
Bakterioviridin 181.
Bakteroiden 401.
Balanzierte Lösungen 36.
Baryumsalze, Eindringen in die Zelle 33.
— — in die Schließzellen 76.
Basen, organische 250.
Basenäquivalent 245.
Bausteine der Eiweißkörper 292.
— der Fette 295.
Baustoffe 253.
Begrenzende Bedingungen 216, 217.
Benzaldehyd 5.
Benzin als C-Quelle 305.
Benzoesäure 308, 378.
— bei Carnivoren 317.
Benzolkohlenwasserstoffe als C-Quellen 305.
Benzopyron 298.
Bernsteinsäure 4, 248, 336, 352, 357, 358, 377.
Berylliumsalze, Einfluß auf Schließzellen 76.
Besenginster, Kalkfeindlichkeit 163.
Betain 250.
Betriebsstoffwechsel 253.
Bierwürze als Substrat 369.
Bikarbonatlösungen, Kohlensäuretension 201.
Biokatalysatoren 358.
Bios 358.
Birkeland Eyde-Verfahren 238.
Bitterstoffe als Stimulantien 358.
Biuretreaktion 241.
Blackmansche Reaktion 192, 213.
Blasenstrom, physikalischer 171.
Blasenzahlmethode 170, 205.
Blatthälftenmethode 194.
Blattknoten 403.
Blaualgen, Farbstoffe 181.
— Endophytismus 411.
— Nährsalze 138.
— N-Quellen 234.
Blausäure 5, 390, 393.
— bei Proteinsynthese 247.
— Einfluß auf Atmung 330, 342.
— — auf Assimilation 193, 211, 393.
Blausäureglukoside 247, 249.
Bleichsand 153.
Blüten, Atmung 328.
Blutkohle, Adsorption an Bl. 345.
Boden, Austauschazidität 159.
— Azidität und Pflanzenverbreitung 162.
— Besiedelung 160.
— und Klima 152.
— saurer 162.
— Tierleben im B. 153.
— Wärme 166.
Bodenalgen und Trockenheit 64.
Bodenabsorption 154.
Bodenatmung 199.
Bodenbakterien, abhängig vom p_H 163.
Bodenbeschaffenheit 161.
Bodeneigenschaften, physikalische 165.
Bodengifte 49.
Bodenleben 161, 166.
Bodenmüdigkeit 169.
Bodenvag und bodenstet 161, 166.
Boyles Gesetz 27.
Brachwirtschaft 168.
Braunerde 149, 152.
Brenzkatechin 150, 312, 366.
Brenztraubensäure 246, 248, 257, 304, 323, 333, 343, 363.
— Zwischenprodukt bei Gärung 353.
Brenztraubensäurealdehyd s. Methylglyoxal.
Brownsche Bewegung 15.
Bukettstoffe 357.
Buttersäure 4, 295, 369, 370, 373, 375, 376, 396, 398.
Buttersäurebakterien 368, 370, 373.
Buttersäuregärung 355, 394.
Butyrate als Nährstoffe 304.
— und Nitrifikation 390.

C s. auch K und Z.

Calcium 140.
— entgiftet Alkalisalze 37, 145.
— entbehrlich für Pilze 138.
— im Stärkekorn 257.
Calciumsulfit 354.
Calciumzeolith 253.
Cannizarosche Reaktion 248.
Carboxylase s. K.
Carboxylolignin 311.
Carnivorie 314.
Caesium 139.
Casparyscher Streifen 45.
Chalcedon 149.
Chemie der alkoholischen Gärung 353.
— des Chlorophylls 176.
— der Enzyme 259.
Chemosynthese 229.
Chilisalpeter 238.
Chinasäure 5, 302.
Chinolinblau 365, 367.
Chinon 358, 365.
Chitin 9, 378.
Chitinglykosan 9.
Chitosamin 4, 243, 352.
Chlor 143.
Chlorate schützen Nitrate 372.
Chloride, Wirkung auf Enzyme 263.

Chloride, Wirkung in Schließzellen 143.
— Verhalten von Halophyten zu Chl. 143, 161.
Chloroform, Wirkung auf Assimilation und Atmung 330.
Chlorophyll a und b 179.
— quantitative Bestimmung 183 ff.
— Bildung im Dunkeln 209.
— Chemie 176.
— Entstehung 209.
— Fluoreszenz 229.
— echte und kolloidale Lösung 176.
— kolloider Zustand in vivo 179.
— Physik 176.
— Reindarstellung 178.
— als Sensibilisator 228.
Chlorophyllase 181.
Chlorophyllgehalt der Blätter 183.
— der Schließzellen 77.
— der Sonnen- und Schattenblätter 184.
Chlorophyllin α und β 179.
Chlorophyllinalkalisalze 179.
Chlorophyllkonzentration in Chloroplasten 184 216.
Chlorophyllkohlensäureverbindung 191.
Chlorophyllkorngröße 185.
Chlorophyllperoxydverbindung 192.
Chlorophyllverlust 301.
Chloroplasten 8.
— Chemie 18.
— Inaktivierung 196, 210.
— Träger der Assimilation 175.
Chlorose 136, 175.
— infolge von Kalkzufuhr 165.
Cholesterin 42.
Cholin 250, 252.
Chondroitinschwefelsäure 301.
Chromatische Adaptation 225.
Chromon 298.
Chrysin 5, 298.
Cis-Trans-isomer 305.
Citrakonsäure 306.
Colamin 250.
Conglutin 292.
v. d. Crone-Lösung 135.
Crotonsäure 306.
Cyanin 5, 299.
Cyanophyceen s. Blaualgen.
Cystein 241.
Cystin 241.
Cytase 310.
Cytosin 243.
Cytoplasma 8.

D.

Dampfdruck, kritischer 23.
Dampfdruckdefizit 67.
Dampfdruckgefälle 81.
Dauerndes Welken 65.
Dehydrasen 366.
Dehydrierung 364, 380.
— gestufte 366.
— sauerstoffIose 365, 374.
Denitrifikation 371, 376, 393.
— durch Schwefelbakterien 383.
Depolarisation, anodische und kathodische 346.
Depside 6.
Desamidierung 294.
Desaminierung 275, 294.
Desulfuration 371.
Dextrin 256, 257, 304.
Dextrose 314 (s. Glukose).
Dialdehyd 353.
Diaminosäuren 4, 355.
Diaminokapronsäure 247.
Diaminosäuren im Humus 310.
Diaminovaleriansäure 241.
Diamylose 257.
Diastase 255, 259.
— Abhängigkeit vom p_H 263.
— — im Blatt 279.
— Ausscheidung 311.
— im Samen 267.
— Sekretions-D. 268.
Diatomeen, Si-Bedarf 144.
— Assimilation 224.
Dickenänderung des Blattes 67.
Diffusion 18, 19.
Diffusionsgefälle und Stärkeverteilung 284.
— und Stoffwanderung 284.
Diffusionsgeschwindigkeit von Gasen in Wasser 205.
— im lebenden Gewebe 286.
Diffusionsgleichgewicht bei CO_2-Zufuhr 204.
Dihydrooxysterinsäure 49.
Diketopiperazin 241.
Dimedon 354.
Dioxyaceton 190, 353.
Dioxypurin 250.
Diphenylamin 243.
Dismutation 354.
— gekreuzte 354.
Dissimilation 324.
Dispersionsänderung der Plasmahaut 37.
Disulfide als Stimulantien 358.
Dolomitböden, Azidität 162.
Donnangleichgewicht 46.
Dulzit 377.
Düngung 167.
Dunkelgleichgewicht bei CO_2-Assimilation 193.
Dunkelgrüne Sippen 213.
Dunkelheit, Wirkung auf Spaltöffnungen 79.
— bedingt Ansammlung von Amiden 292.
Dunkelkultur grüner Pflanzen 300.
Durchlässigkeit, örtlich verschiedene des Plasmas 107.
Durchmessergesetz 73.
Dürreresistenz 85.

E.

Edestin 242, 292.
Eigendoppelbrechung 256.
Eisen als Nährstoff 144.
— bei H-Oxydation 393.
— maskiertes 141.

Eisenbakterien 391, 412.
Eisenkatalyse an Oberflächen 141, 345, 393.
Eisenoxyd, kolloidales 15.
Eisenspeicherung 391.
Eiszeitrelikte 86.
Eiweißauswanderung aus Blättern 282.
Eiweißbildung bei Heterotrophen 308.
— bei grünen Pflanzen 246.
Eiweißgehalt der Blätter 282.
Eiweißkörper 4.
— Einteilung 242.
— Säuren oder Basen 239.
— Farbenreaktionen 239, 280.
— Eiweißkristalloide 15, 41, 277.
Eiweißleitung 289.
Eiweißlösung, enzymatische 12 (s. Proteasen).
— kolloidale 15, 239.
Eiweißorganismen 308.
Eiweißphosphor 240.
Eiweißschwefel 240.
Eiweißteilchen, elektrische Ladung 44.
Eiweißveratmung 338.
Eiweißvergärung 378.
Ekto- und Endoenzyme 319.
Elaidinsäure 306.
Elektion von Nährstoffen 305.
Elektrizität 422.
Elektrische Entladungen, oxydieren N 235.
Elektrochemische Atmungstheorie 345.
Elektrokultur 88.
Elektrophorese 46.
Elementaranalyse 3.
Ellagengerbstoff 6.
Enaliden 161.
Endodermiszellen 21, 46.
Endodermissprung 91, 96.
Endolithen 150.
Endopeptase 374.
Endosperm 254.
— Selbstentleerung 272.
Endospermzellen, Permeabilität 269.
Energie, mechanische 424.
— osmotische 425.
— solare 231.
Energiemaximum im Sonnenspektrum 219, 225.
Energiequellen 414.
Energiespendung 346, 414.
Energieverbrauch bei der CO_2-Assimilation 231.
Energieverwandlung 420.
Energiewechsel 414.
Entleerung des Endosperms 268.
— von Kotyledonen 283.
— herbstliche der Blätter 283.
Entgiftung 145.
Enzymbildung, regulatorische 312.
Enzyme 252.
— abhängig von Temperatur 260.
— Aktivoren 263.
— Chemie 259.
— bei Denitrifikation und Desulfuration 371, 372.
— Dipeptidspaltung durch E. 313.
Enzyme, Einteilung 264.
— Extraktion 260.
— Giftwirkung auf E. 263.
— heterotropher Wesen 310.
— Permeabilität 43.
— proteolytische 273.
— bei Carnivoren 316.
— bei Schwefelbakterien 381.
— Spezifizität 259.
— synthetisierende 266, 314.
Enzymkern 261.
Enzympräparate bei Essigsäuregärung 373.
Epidermiszellen, Gestalt 92.
Epilithen 150.
Epiphyten 131.
Ereptase, Erepsin 274, 316.
Ergastogene Beeinflussung der Atmung 341.
Ernte pro ha 237.
Erschöpfung des Bodens 167.
Erythrit, Permeabilität 32.
Erythrohydrozellulose 323.
Essigbakterien 373.
Essigsäure 4, 369, 370, 375, 376.
Essigsäuregärung 372.
Esterasen 264, 299, 313.
Evaporationsgesetze 68.
Evasion von O_2 in die Interzellularen 205.
Excelsin 242.
Exkretion 299.
Exosmose 21.
Extinktion, photochemische 228.
Extrakohlensäure 244.
Extrasauerstoff 244.

F.

Faktor, protoplasmatischer bei der CO_2-Assimilation 213.
Farbreaktionen von Eiweißkörpern 280.
Farbsalze 298.
Farbstoffe, chinoide 366.
— fluoreszierende als O_2-Ueberträger 192.
— steigen in Gefäßen 95.
Farbstoffspeicherung 40.
Farnprothallien, Wandung 45.
Fäulnis 378.
Feinerde 58.
Feinsand 48.
Felsenvegetation 150.
Felshafter 150.
Felslöser 150.
Fermente s. Enzyme.
Ferrobikarbonat 393.
Ferrocyankupfermembran 21.
Ferrisalze, Reduktion 392.
Fett als Pilznährstoff 302, 325.
— als Reservestoff 277.
— im Samen 271.
Fettbäume 296.
Fettbildung aus Kohlehydraten 295.
Fette 4.
— Uebergang in Kohlehydrate 272.
— — in Zucker 272.
— Veratmung 337.
Fettkraut 316.

Fettpflanzen s. Sukkulenten.
— Atmungsintensität 326.
— Temperatur 58.
Fettsamen 342.
Feuchtigkeitskoeffizient 51.
Ficksches Diffusionsgesetz 36.
Fichte, Bewurzelung 52.
Fibrillen 13.
Filtrationsepithem 103.
Filtrationsguttation 103, 161.
Filtrationswiderstand beim Saftsteigen 128.
— des Protoplasmas 61.
Flagellaten 300.
— saprophytische 304.
— Symbiose mit Bakterien 411.
Flavone 5, 298.
— glukosidische 299.
Flechten, Helotismus 411.
— Symbiose 411.
— Temperaturschwelle der Assimilation 214.
— als Lithophyten 150.
— als Xerophyten 150.
Flechtenalgen, Stickstoffbedarf 411.
Fluoreszenz des Chlorophylls 176, 229.
Fluoreszenzband von Chlorophyll a und b 179.
— des grünen Blattes 176.
Fluoreszenzmikroskop 176.
Formaldehyd 295, 353, 373.
— Giftwirkung 190.
— hemmt Diastase 263.
— Reduktion zu Methylalkohol 354.
Formaldehydhypothese 189.
Formhydroxamsäure 246.
Formose 190.
Formwechsel 1.
Frost, Wirkung auf Boden 153.
Fruktose 4, 195 196, 355 (s. Lävulose).
Fruktosaccharase 266.
Fruktosediphosphorsäureester 356.
Füllwasser bei Kohäsionsmechanismen 116.
Fukose 338.
Fumarsäure 305, 335.
Fuselöle 357.

G.

Galaktose 4, 269, 280, 294, 350, 351, 355.
— Anpassung von Hefen an G. 350, 357.
Galakturonsäure 9.
Gallussäure 306.
Galmeipflanzen 162.
Gärung 348.
— als Auftakt der Atmung 363.
Gärungsamylalkohol 358.
Gärungsenzyme 356.
Gärungsgleichung 352.
Gärungswasserstoff 354.
Gefäße 93, 117, 118, 119, 126.
Gel 15.
Gelberde 149.
Geraniol 5.
Gerbsaures Methylenblau 40.
Gerbstoffe 6, 299, 410.
Gerbstoffrot 6.
Gerüstzellulose 270.
Gewicht, spezifisches, des Protoplasmas 7.
Gibbssches Theorem 11.
Gifte 129, 144.
— Einfluß auf Enzyme 263.
— — auf Atmung 342.
— — auf Assimilation 193, 211, 330.
— — auf Guttation 103.
— — auf ökonomische Koeffizienten 325.
— als Stimulantien 146.
Gips 148.
Gipsböden 161.
Glasgefäße 137.
Gleichgewicht, falsches 265.
— symbiotisches 402, 406.
— Verschiebung 265.
— zwischen Chlorophyll a und b 183.
— zwischen Anthocyan und Flavon 229, 398.
Gliadin 243.
Glimmer 148, 149.
Globoid 251.
Globuline 251.
Glukonsäure, O_2-lose Dehydrierung 365, 373.
Glukosan 258.
Glukosaccharase 266.
Glukose 4, 196, 306, 333, 343, 351, 355, 373, 390.
— in grünen Blättern 195.
Glutamin 4, 248, 294.
Glutaminsäure 292, 306, 358 (s. a. Aminoglutarsäure).
Glutelin 243.
Gluten 243.
Glyzerin 190, 306, 333, 352, 353.
— Permeabilität 29, 32.
— Pilznährstoff 313.
— Nebenprodukt bei Gärung 352 ff.
Glyzerinaldehyd 190, 248, 353.
Glyzeringewinnung, technische 355.
Glyzerinsäure 248.
Glykogen 4, 323, 351.
Glykokoll 240, 250, 278, 292, 308, 378.
— enzymatische Wirkung 263.
Glykol 32, 247.
Glykolaldehyd 247, 295.
Glykolsäure 4, 190, 247.
Glykoproteide 4, 240, 243.
Glykosidase 264, 299, 313.
Glykoside 4, 39, 299.
— Permeabilität 49.
Glyoxylsäure 248, 250.
Gneis 148.
Grana 176.
Granit als Bodenbildner 148.
Granula 13.
Granulose 256.
Grenzplasmolyse 23, 26.
Grenzschichten 192.
Grobsand 48.
Grundmasse der Aleuronkörner 273.
Grundwert, plasmolytischer 23.
Guajaktinktur 346.

Guanidin 390.
Guanin 243, 250.
Guttation 101.
— Beeinflussung durch Gifte 103, 104.
— — durch Osmotica 103.

H.

Haftdrucktheorie 47.
Haber-Bosch-Verfahren 238.
Halbparasiten 79, 321.
Halophil 85.
Halophyten 161.
Hämatochrom 178.
Hämatochromogen 180.
Hämatoporphyrin 180.
Häminkohle 345.
Hämoglobin 174, 180, 371.
Harnsäure 377.
Harnstoff 32, 238, 241, 249, 250, 308, 355, 377, 390, 407.
Harnstoffvergärung 377.
Hartigsches Geflecht 407.
Hartigs Versuch 123.
Harz 5, 11.
Hauptmaxima der Assimilation im Spektrum 222.
Hausschwamm 311.
Haustorien 405, 411.
Hautskelett 84.
Hebelpachymeter 67.
Hefeglykogen 323.
Hefenukleinsäure 312.
Hefeprotease 352.
Heizkörper 420.
Helotismus 410.
Hemizellulose 270.
Hesperidin 3.
Heterobar 70.
Heterotrophie 169, 300.
Hexonbasen 250.
Hexosemonophosphorsäure 257.
Hexosen, vergärbare 350.
Hexosephosphorsäure 357, 365.
Hexylalkohol 359.
Hexylenaldehyd 295.
Hinterhof 75.
Hippursäure 308, 377.
Histidin 4, 243, 292.
Histone 243.
Hitzerisse 121.
Hochgebirgspflanzen, osmotischer Wert 30.
Hochmoorpflanzen 54, 82.
Höllenstein, Wirkung auf Enzyme 263.
Holz, Ausgangsmaterial für Humus 151.
Holzkörper, Wasserleitung im H. 94.
Homobar 70.
Homogentisinsäure 339.
Hordein 243.
Humin als Nährstoff 310.
— als N-Quelle 234.
Humus 151.
— adsorptiv gesättigt und ungesättigt 152.
— Einfluß auf Harnstoffvergärung 377.
— und Klima 152.
Humus, kolloidaler Zustand 152.
— milder und saurer 151, 152.
— Einfluß auf N-Bindung 396.
— — auf Nitrifikation 391.
— und Wasserkapazität 154.
Humussäure 151.
Hungerzustand 291.
Hyaloplasma 10.
Hydathoden 102, 161.
— aktive 104.
Hydratisierung 17.
— des Humus 150.
Hydrazin 395.
Hydrochinon 365.
Hydroperoxyd bei CO_2-Assimilation 190.
Hydropoten 108.
Hydrosol 14, 15.
Hydroxylamin 246.
Hygrophyten 82, 86.
— Al-Bedarf 144.
Hypogaeasäure 271.
Hyper- und hypotonisch 24.

I und J.

Jaminsche Kette 125.
Imbibitionswasser 9.
Imidazolaminopropionsäure 241.
Immunität 322.
Impermeabilität 21.
Inaktivierung des Chloroplasten 196.
Incipient drying 81.
Indigkarmin 174, 371.
Indol 378.
Indoläthylalkohol 358.
Indolmilchsäure 309.
Induktion, photochemische 193.
Infektionsschlauch 401.
Infloreszenzen, Wärmeentwicklung 416, 418.
Infrarot, Absorption des Blattes im I. 177.
— Ausnutzung durch Purpurbakterien 384, 385.
Injektionsmethode (Spaltöffnungen) 77.
Inkrusten 311.
Inosit 251.
Inosithexaphosphorsäure 251.
Intermediärplastiden 298.
Intermittierende Beleuchtung 192.
— plasmogene Nachwirkung 339.
Interzellularen 7, 70, 206, 328.
Intramolekulare Atmung 343, 419.
Inulase 277, 314.
Inulin 4, 277, 299.
Invertase 260, 264, 277, 312, 314.
Invertzucker 352.
Jod 143.
— in Meerespflanzen 132.
Jogen 323.
Ionenaufnahme 133.
Ionenaustausch 133.
Ionisierung der Luft 423.
Isoamylalkohol 358.
Isocrotonsäure 306.
Isoelektrischer Punkt 15, 239.
Isoleucin 241, 358.

Isosmotisch 26.
Isothionsäure 5.

K.

Kaffein 33 ff.
Kainit 168.
Kalifeldspat 149.
Kalimangel als Folge von Ca-Zufuhr 165.
Kalisalze, unentbehrlich 139.
— Einfluß auf Transpiration 88.
Kalium 139.
— Aufnahme durch Carnivore 318.
— — — Mykotrophe 407.
— im Stärkekorn 257.
Kaliumbichromat als Gelbfilter 220.
Kaliumbikarbonat, Reduktion durch Wasserstoffperoxyd 192.
— als CO_2-Quelle 170.
Kalk s. Calcium.
Kalkböden, Azidität 162.
Kalkfelsen, Besiedelung 391.
Kalkliebende Pflanzen 165.
Kalkausscheidung 107.
Kalkkrusten 104.
Kalkfeindlichkeit 113.
— der Lupine 163.
Kalkkaligesetz 145.
Kalkmagnesiumfaktor 145
Kalkoxalat 245.
Kalkphosphorsäurefaktor 168.
Kalksalpeter 238.
Kalksalze hemmen Eintritt von Alkali 37.
— Entgiftung durch Alkali 145.
— Einfluß auf Wurzelhaarbildung 55.
— auf Transpiration 88.
Kalkstickstoff 238.
Kalorimetrische Messungen 416, 419.
Kampfer 5.
Kämpferol 298.
Kaolin 149.
Kapillarität und Saftsteigen 127.
Kaprinsäure 295.
Kapronaldehyd 354.
Kapronsäure 295.
Kaprylsäure 295.
Karboligase 314.
Karbonatpflanzen 245.
Karbonyl 358.
Karboxylase 275, 314, 343, 356, 358, 363, 366.
Kardinalpunkte 212.
Karnallit 168.
Karotin 178.
Karotinoide 177.
— photische Beteiligung bei Assimilation 178, 223.
— vergilbter Blätter 179.
Karotinoidgehalt der Blätter 183.
Kartoffel 6.
Kastanie, Kalkfeindlichkeit 164.
Kautschuk 5.
Katalase 367.
Katalysatoren, metallische 192.
— negative 267.
Katalyse 6, 264.
Keimlinge, Atmung 327.
— Wärmebildung 416.
Keimlingsinfektion 406.
Kernkörperchen 18.
Kernsynthese 266.
Ketobuttersäure 314, 353.
Ketoglutarsäure 358.
Ketohexosen 350.
Ketosäuren als Stimulantien 358.
Keule bei Araceen 421.
Kieselboden 163 f.
Kieselstet 163.
Kiefernmistel 321.
Kiefernpilz 408.
Kiefernwurzel 52.
Klappfallen 315.
Klebdrüsen 315.
Klebermehl 243.
Kleberschicht 267.
Klippfischschädlinge 161.
Knallgasreaktion 393.
Knochenmehl 168, 238.
Knöllchen, Wurzelknöllchen 400.
Knopsche Nährlösung 135.
Knospen, Atmung 329.
Knospensymbiose 403.
Kobaltpapier 215.
Kochsalz, formative Wirkung 161.
— Ausscheidung 107.
Koeffizient, anomaler osmotischer 29.
— hygroskopischer 51.
— isosmotischer 28.
— osmotischer 28.
Koenzym 356.
Koferment 262, 365.
Kohäsion 425.
— des Wassers 115, 123.
Kohäsionsspannung 116, 121.
Kohäsionstheorie 121.
Kohlehydrate 4.
— Auswanderung aus Blättern 281.
— Wanderung 288.
Kohlehydratrest in Eiweißkörpern 240.
Kohlehydrattransport in Siebröhren 288.
Kohlendioxyd s. Kohlensäure.
Kohlendioxydgehalt der Luft 198.
— des Bodens 198.
Kohlenoxyd 393.
Kohlensäure, Diffusion 204.
— — in Sonnen- und Schattenblättern 206.
— Aufnahme in Blätter 208.
— Lösungszustand im Wasser 200.
— und Spaltöffnungen 79.
Kohlensäureassimilation 169.
— und Absorption des Lichtes 223.
— und Anthocyangehalt 229.
— der Braun- und Rotalgen 224.
— und Kohlensäurekonzentration 202.
— und Leitfähigkeit der Luft 218, 231.
— und Lichtfarbe 218.
— und Lichtstärke 214.
— historische Notizen 230.
— bei Sonnen- und Schattenblättern 215.
— und Sauerstoff 209.
— und Temperatur 211.

Kohlensäureassimilation und Turgeszenz 208.
Kohlensäurediffusion 173.
Kohlensäuredüngung 202.
Kohlensäuregehalt früherer Erdperioden 199.
— der Gefäßluft 129.
— der Interzellularen 331.
Kohlensäureresttheorie 203.
Kohlenstoffbedarf 199.
Kolloid, Protoplasma als K. 13.
Kolloidaler Zustand des Humus 152.
Kolloidton 49.
Kolloidelektrolyt 46.
Kompensationspunkt 186, 215, 329.
Komplement 400.
Kongorot 45 ff.
Koniferen, Ergrünen im Dunkeln 209.
Koniferylaldehyd 311.
Konkurrenz 166.
Kork 83.
Korngröße des Bodens 50.
Körnigkeit 165.
Korrosionsfiguren 156.
Kreislauf der Stoffe 412, 413.
Kristallisationsenergie 425.
Krustenflechten, Wasserhaushalt 64, 150.
Kupferoxydammoniak als Blaufilter 220.
Kutikula 62, 68.
Kyanophyceen, endophytische 411 (s. Blaualgen).

L.

Lakkase 364.
Laktose 351.
Lärchenpilz 408.
Laterit 149.
Laubholzmistel 321.
Lauchöl 5, 251.
Laurinsäure 271.
Lävoglukosan 258.
Lävulose 314, 350, 373 (s. auch Fruktose).
Lebende Zellen, Mitwirkung beim Saftsteigen 128.
Lecithin 6, 178, 250, 252, 318.
— Formel 252.
Legumelin 242.
Legumin 242.
Leguminosen 232, 399.
Leinölsäure 271.
Leitfähigkeit der Luft, Bedeutung für Assimilation 231.
Leitungsbahnen, Luftgehalt 124.
— Widerstand in den L. 120.
Leitfähigkeitsmessung 39.
Leuchtbakterienmethode 174.
Leuchten der Pflanzen 421.
Leucin 4, 240, 292, 309, 358.
— enzymatische Wirkung 263.
— symmetrischer Angriff auf L. 306.
Leukophyll 209.
Leukosin 242.
Licht und Atmung 339.
— Wirkung auf Diastase 279.
— — auf Permeabilität 36.
Licht, Wirkung auf Spaltöffnungen 9.
Lichtfarbe, Bedeutung für Assimilation 218.
— — für Chlorophyllbildung 209.
Lichtintensität und Assimilation 214.
— Inaktivierung des Chlorophylls 216.
— Bedeutung für Sonnen- und Schattenpflanzen 215.
Lichtkatalysatoren 146, 191.
Lichtmenge, Bedeutung für Chlorophyllbildung 209.
Lichtproduktion 421.
Lignin 311.
Limiting factors 316.
Linksmilchsäure 374.
Linksweinsäure 305.
Linum, Atmungsquotient 337.
Lipase 264, 272.
— abhängig von Begleitstoffen 261.
— in Pilzkulturen 323.
Lipman-Prozeß 383.
Lipoide 6, 12.
Lipoidtheorie der Plasmahaut 41.
Lipoplasma 17.
Lithiumsalze 139, 143, 286.
Lithophyten 150.
Lokalströme 107.
Löslichkeit, auswählende 42.
Luciferase 422.
Luftdurchlässigkeit der Gefäßwandungen 125.
Luftwurzeln 63.
Lycopin 178.
Lyophil 15.
— kolloidaler Zustand der Eiweißlösungen 239.
Lyophob 15.
Lyotrope Reihe 23, 33.
Lysin 4, 241, 292.

M.

Magnesium als Nährstoff 140.
— im Chlorophyll 179.
Magnesiumkarbonat 386, 387.
Maltase 280, 351, 355.
Maltose 4, 195, 299, 351.
— Formel 280.
Maltoseanhydrid 257.
Malyläpfelsäureanhydrid 336.
Malzextrakt 255, 258.
Mangan 132.
Manganpepton 397.
Mangrove 86.
Mannan 280.
Mannit 295, 333, 357, 368, 373, 377.
— als Pilznährstoff 302.
Mannose 4, 269, 350.
Manometer 99, 121.
Mantelzellen 122.
Markstrahlzellen, Bedeutung für Saftsteigen 128.
Maximum der Temperatur für die CO_2-Assimilation 212.
Meeresalgen, Atmung 328, 341.
Melanine 240.

Menthol 5.
Menthon 5.
Merulius 321.
Mesakonsäure 306.
Mesophyll 82.
Mesophyllsekret 82.
Metabiose 412.
Methangärung 375.
Methanvergärung 393.
Methoden der Pflanzenphysiologie 2.
Methoxylierung der Stärke 258.
Methylalkohol 354, 373, 376.
Methyläthylbrenztraubensäure 314, 353.
Methyläthylkarbinol 353.
Methylbernsteinsäure 306.
Methylchlorophyllid 181.
Methylenblau, Reduktion 371.
— Speicherung 40.
— als H_2-Akzeptor 366, 374.
Methylglukosid 313.
Methylglyoxal 353.
Methylglyoxalaldol 354.
Methylpentose 9.
Micelle 15.
Mikrosomen 10.
Milchröhren 290.
Milchsäure 306, 333, 353, 355, 374, 377.
Milchsäurebakterien 303, 374.
Milchzucker, Vergärung 351, 357.
Millons Reagens 239, 241.
Mineralstoffe, unentbehrliche 133.
Mineralphosphat 168.
Minimum, Gesetz des M. 138.
— absolutes 138, 255.
Mischkolloid 19.
Mist als Dünger 203, 238.
Mistel 321.
Mixotrophie 169, 301.
Mobilisierung von Reserven 281.
Mohn 2.
Monobutyrin 313.
Moosblatt, Stärkeschwund beim Trocknen 196.
Morphin 146.
Mutase 314, 365, 366.
Mykorrhiza, ektotrophe 407.
— endotrophe 404.
Myristinsäure 271.
Myxomyceten 11, 18.

N.

Nachbarzellen der Schließzellen 77.
Nachwirkung des Lichtes, plasmogene 339.
Nährgewebe 254.
Nährlösung v. d. Crones 135.
— Tottinghams 136.
— Sachssche 135.
— Hansteensche 135.
— für Algen 137.
— für Moose 137.
Nährsalzparasiten 321.
Nährwert von C-Verbindungen für Pilze 302.
Naphthen als C-Quelle 305.
Naphtol 240.
Natrium, schwefligsaures 383.
— unterschwefelsaures 383.
Natriumsalze 139, 143.
— Einwirkung auf Schließzellen 76.
— entbehrlich 133.
— nötig für Meeresalgen 138.
Natronsalpeter 235, 238.
Nebenprodukte der Gärung 357.
Nektarien 105, 106, 107.
Nelumbium 71.
Neochlorophyll 174.
Niederschlagsmembran 19.
Ninhydrinreaktion 240.
Nitratbildner 387 f.
Nitrate als N-Quelle 232.
— Giftwirkung 235.
— Reduktion 244, 308, 371.
— Speicherung 41.
Nitratorganismen 307.
Nitrifikation 238, 385.
Nitrilase 264.
Nitrit bei Nitrifikation 387 f.
— als N-Quelle 234, 235.
— Reduktion 371.
Nitritbildner 387 f.
Nitritorganismen 307.
Nitritreduktion durch Pilze 308.
— durch Algen 244.
Nitrobenzol 308.
Nitron 243.
Nitrophile und nitrophobe Flechten 411.
Nitrosobenzol 308.
Nitroxyl 246.
Normalspektrum der Sonne 218, 219.
Nuklein 11.
Nukleinacidase 275.
Nukleinsäure 250.
— im Humus 310.
Nukleoproteide 4, 18, 243.

O.

Oberflächen, Reaktionen an O. 211, 344.
Oberflächenaktive Stoffe, Permeabilität 42.
— — Wirkung auf Chloroplasten 176.
Oberflächenaktivität 57.
Oberflächenenergie 425.
Oberflächenspannung 17.
— bei Proteinen 41, 239.
OH-Ionenwirkung auf Bodenbeschaffenheit 153.
— Empfindlichkeit gegen — 165.
Oekonomischer Effekt 324.
— Koeffizient 324.
Oel in Schließzellen 76, 77.
Oele, ätherische 5.
Oelsäure 271, 306.
Oelfrüchte, Globuline in Oelfrüchten 242.
Oelsamen 416.
Olefine als C-Quellen 305.
Optimum der Temperatur für die Enzymwirkung 261 f.
— — für die Kohlensäureassimilation 213.
Optimumkurven 213.
Organisation des Protoplasmas 12, 13.
Organische Säuren s. Säuren.

Ornithin 4, 241, 304.
Orthoklas 149.
Ortswechsel 2.
Osmometer 20, 58.
Osmose 18.
— negative 46.
Osmotischer Wert bei Grenzplasmolyse 23.
— — in Blättern 117.
— — in Schließzellen 76.
Oxalase 335.
Oxalate, lösliche 245, 335.
Oxalatausscheidung 107.
Oxalessigsäure 314, 353.
Oxalophyten 163.
Oxalsäure 314, 334, 373, 377, 425.
— Verbrennung an Oberflächen 345.
Oxalsaurer Kalk 93, 246.
Oxyalanin 275.
Oxyaminoglutarsäure 241.
Oxyaminosäure 241.
Oxydasen 364, 366.
Oxydation, physiologische 326.
— von Ferrosalzen 391 f.
— postmortale 362.
— unvollständige 334.
Oxydationshub 354.
Oxydationskraft der Nitrifikationsbakterien 389.
Oxygenase 364.
Oxymethylfurfurol 151, 241.
Oxyphenylacetaldehyd 275.
Oxyhämoglobin 371.
Oxynitrilese 314.
Oxyphenylalanin 241.
Oxyphenyläthylalkohol 358.
Oxyphenylmilchsäure 309.
Oxyprolin 241.
Oxypurin 250.
Oxysäuren 397.

P.

Palmitinsäure 374.
Paradextran 9.
Paraffin als C-Quelle 305.
Paralysatoren 358.
Parasiten 301, 318, 402, 410.
— fakultative 319.
— omnivore 319.
— osmotischer Wert bei P. 30.
Pektase 269.
Pektinstoffe 9, 16, 269, 376.
Pektisation 16.
Pektose 9.
Pelargonidin 298.
Pentosane 311, 304.
Pentosen 12, 304.
Pepsin 274.
Peptidase 274.
Peptisation 16.
Peptone 240, 306, 309, 377, 382, 390, 421.
Peptonorganismen 308.
Peptonpflanzen 318.
Periodizität der Spaltenweite 80.
Perisperm 254.
Perkohlensäure 190.
Permeabilität 31.
— Hemmung durch Salzlösungen 285.
— der Schließzellen für Salze 76.
— selektive 36.
Permeabilitätskoeffizienten 35.
Peroxyde 364.
Peroxydase 364, 367.
Petroleum als C-Quelle 305.
Pflanzenverbreitung und Bodenqualität 161.
P_H bei Gärung 355.
— und Leguminosenbakterien 400.
— und Leuchtbakterien 421.
— bei Nitrifikation 389, 391.
— und S-Bakterien 383.
Phäophyll 180, 181.
Phäophytin 179.
Phenyläthylalkohol 358.
Phenyläthylbrenztraubensäure 353.
Phenylbrenztraubensäure 353.
Phenylalanin 241, 292, 293, 358.
Phenylmilchsäure 309.
Phenyltraubensäurealkohol 314.
Phlobaphene 6.
Phloretin 313.
Phloridzin 333.
Phloroglucingerbstoffe 5, 6, 299.
Phosphatase 357.
Phosphate, Aufschluß von P. 383.
— Wirkung auf Enzyme 263.
Phosphatese 356.
Phosphatide 6, 37.
— in der Plasmahaut 44.
Phosphor als Nährstoff 138, 251.
Phosphoraufnahme durch Carnivoren 318.
— bei Mykotrophie 407.
Phosphorproteide 4, 243.
Phosphorsäureester 252.
Phosphorwasserstoff 378.
Phosphorylierung 257, 357, 358.
Photochemische Extinktion 228.
— Induktion 193.
Photodynamik 191, 192, 228.
Photogen, Photogenase 421.
Photolyse 225.
— der Aepfelsäure 336.
Photosynthese 229.
Phycocyan 181, 225.
Phycoerythrin 181, 224, 225.
Phyllin 179.
Phylloporphyrin 180.
Physikalische Bodeneigenschaften 165.
Physiologische Alkaleszenz 234.
— Azidität 234.
— Trockenheit 165.
Phytin 251, 273, 301.
Phytinsäure 251.
Phytol 179. 181.
Phytochemische Reduktion 355.
Phytochlorin e 181.
Phytorhodin g 181.
Phytylchlorophyll 181.
Phytylphäophorbid 181.
Pilze, Ernährung 301.
Pilzscheide 407.

Pilzwirtszellen 405.
Plasmahaut 25, 31.
Plasmapermeabilität von Endospermzellen 269.
— prämortale 61.
Plasmogene Lichtwirkung 339.
Plasmodienanalyse 11.
Plasmolyse 21.
Plasmometrie 24.
Plastin 11.
Platzregen, Wirkung auf Boden 153.
Podsolböden 152.
Pollenkörner 276.
Polyamylosen 257, 351.
— Vergärbarkeit 351.
Polypeptide 241, 242.
Polyphenoloxydasen 367.
Polysaccharide 257.
Porometer 71.
Porometerzeit 78, 81.
Potentialdifferenzen 423.
Potetometer 59, 66, 123.
Präzipitinreaktion 400.
Primärteilchen 15.
Primärvorgang, photochemischer 192.
Prolamine 243.
Prolin 241, 292.
Propionsäure 4, 314, 373, 374, 382, 396.
Propylalkohol 353, 368, 373.
Protamine 243.
Proteasen 264, 273, 363.
— in Bakterien 313, 353.
— in Hefen 313.
— in Laubblättern 281.
Proteide 4, 12, 243.
Proteine 242.
— Bildung bei Kohlensäureassimilation 197.
Proteolyse in Pilzkulturen 303.
Proteosomen 39.
Protochlorophyll 209.
Protokatechusäure aus Lignin 311.
Protoplasma 8.
Protoplasmazerfall 367.
Protoprotein 5.
Pseudobase 298.
Pseudoxerophyten 85.
Pufferung 10.
Punkt, achromatischer 312.
Puringruppe 250.
Purinstoffe 358.
Purpurbakterien 384.
Pyrimidinkörper 243, 251.
— im Humus 310.
Pyrrol 241.
Pyrrolidinkarbonsäure 241.
Pyrrolidonkarbonsäure 241.
Pyrrolkern im Chlorophyll 180.

Q.

Q a : b 183.
Quarz 149.
Quellung des Protoplasmas 23.
Quellungswärme 9.
Quercetin 5, 298.
Quercitrin 299.
Q_{10} bei Assimilation 213.
— bei Atmung 340.

R.

Radiumemanation 190.
Raffinose 26, 333, 351, 355.
Randstromlinien 74.
Raubbau des Bodens 237.
Reaktion der Nährlösung 135, 138, 303.
Rechtsmilchsäure 374.
Rechtsweinsäure 305.
Reduktion der CO_2, stufen- und sprungweise R. 189.
— phytochemische 355.
Regenspeicherung 64.
Regenwürmer im Boden 49, 154.
Regulation, qualitative und quantitative, der Enzymbildung 357.
Reizstoffe 146.
Relative Transpiration 70.
Reservestoffe 253.
— der Bäume 278.
— der Blätter 278.
— der Stauden 276.
— stickstofffreie 277.
Reservezellulose 270, 294.
Respirationsquotient 332 (s. Atmungsquotient).
Retrogradation 256.
Rhamnose 298.
Rhizothamnien 403.
Rhoeo 24.
Ribose 250.
Ricin 293.
Riesen der Pflanzenwelt 110.
Ringelung 94.
Ringgefäße 118.
Rohchlorophyll 176, 177.
Rohrzucker 29, 333, 351.
— in grünen Blättern 195.
— Formel 280.
— als Plasmolyticum 34.
— osmotischer Druck 27.
— im Samen 269.
— Verwandlung von Stärke in R. 195.
Röste 376.
Rotalgen 181.
Roterde 149.
Rubidium 139.
Rückstoß 123.
Runkelrübe 6.

S.

Saccharase 280.
Saccharose 351, 355.
Saccharose, Formel 280.
Sachssche Nährlösung 135.
Salicin 5.
Saligenin 5.
Salpeter s. Nitrat.
Salpeter als N-Quelle 282.
Salpeterpflanzen 243.
Salpetersäure im Regenwasser 236.

Salpetersäure, mangelnde Absorption im Boden 155.
Salzaufnahme 85.
Salzbeständigkeit 161.
Salzdrüsen, aktive 104.
Salze, Einfluß auf Diastase 263.
— — auf Bluten 99.
Salzpflanzen 59, 85, 161.
Salzreiz 36.
Salzzufuhr, Einfluß auf Spaltöffnungen 161.
Samen, Lösung der Reserven im Samen 252.
Sammelkristallisation 15.
Sandboden 48.
Sandpflanzen 161.
Saponin 6.
Saprophyten 301.
Sättigungsdefizit 21.
Sauerstoff, aktivierter 345, 363, 365.
— Einfluß auf Atmung 342.
— — auf Blutung 99.
— — auf Gärung 359.
— — auf Wasseraufnahme 61.
— — auf Permeabilität 36.
— locker gebundener 210, 262, 359.
— nascierender 423.
— Schädigung Anaërober durch S. 370.
Sauerstoffreserve 369.
Sauerstoffübertragung durch fluor. Farbstoffe 192.
Saugkraft, absolute und relative 57.
— bei Halophyten 85.
— inhomogene 91, 105.
— Messung 57, 91, 92.
— Regulation 58.
— der Schließzellen 77.
— des Sprosses 112, 122 f.
— der Wurzel 56, 58.
Saugwurzeln 53.
Säureamidverkettung 241.
Säureausscheidung der Wurzeln 157.
Säuren als Aktivatoren von Enzymen 272.
— Entgiftung durch Salze 37.
— organische 4, 333, 336, 303.
— Einfluß auf Permeabilität 41.
Säureresistenz von S-Bakterien 383.
Schardingers Enzym 366.
Schattenpflanzen, Assimilation 327.
Schiebehyphen 410.
Schizophykoerythrin 225.
Schließzellen 70.
— Inhaltsstoffe 76.
Schleim 12.
— bei Carnivorie 327.
— als Schutz gegen Wasserverlust 83.
— als Reservestoff 277.
Schleimpilze 11, 18.
Schluff 49.
Schraubengefäße 118.
Schützsche Regel 267.
Schutz, gegenseitiger von Nährstoffen 306, 313, 372.
Schutzkolloid, Humus als Sch. 152.
Schutzstoffe 320.
Schwarzerde 152.
Schwefel 138.
— Assimilation 251.
— Ausscheidung 383.
Schwefelbakterien 379.
— rote 384.
Schwefelbleireaktion 240, 241.
Schwefelkörnchen 379.
Schwefelsaures Ammonium als Dünger 238.
Schwefelsaure Salze als Nährstoffe 138.
Schwefelwasserstoff 354, 371, 378, 379.
Schweflige Säure 354.
Schwellperiode bei Bäumen 121.
Schwermetalle, Wirkung auf Enzyme 261.
Scutellum 284.
Sedimentärgesteine 148.
Seegräser 161.
Seestrandskiefer, Kalkfeindlichkeit 165.
Seewasser, Alkalität 163.
— als balanzierte Lösung 38.
Seifen 12.
Sekretionsdiastase 268.
Sekundärreaktion bei Kohlensäureassimilation 192.
Sekundärteilchen 15.
Selbstentleerung des Endosperms 272.
Selbstgärung der Hefe 352.
Selbsthydrierung 367.
Selen 143, 383.
Selenid, Selenit 383.
Semiarides Klima 152.
Semihumides Klima 152.
Semipermeabilität 16.
Senebiersche Glocken 220.
Senföle 5, 251.
Sensibilisator, Chlorophyll als S. 228.
Septum, multiperforates 70.
Serin 241, 250.
Serpentinpflanzen 162.
Skelett des Bodens 50.
Sichtbarkeit, ultramikroskopische 14.
Siebröhren, Funktion 287, 289.
Silicium 143.
Skatol 378.
Solanin als Reizstoff 342.
Solare Energie, Verwertung 231.
Solarisation 196, 211.
Sol 14, 15.
Sonnenpflanzen, Assimilation 321.
Sorbinsäure 295.
Sorbit 373.
Sorbose 373.
Spaltbreite 74.
Spaltöffnungen 70.
— Entwicklung 209.
— und Licht 224.
— und Kohlensäure 205.
— Nachweis der Oeffnungsweite 77.
— und Transpiration 70 f.
— von Sonnen- und Schattenpflanzen 72.
Spaltöffnungsspiel und Außenwelt 78.
— abhängig von der Turgeszenz des Blattes 80.
Spannung im Protoplasma 345.
Speichertracheiden 116.

Spektralbezirke, Abgleichung auf gleiche Intensität 218.
— Wirkung auf Assimilation 219.
Spezialisten 304.
Spezifizität der Enzyme 266.
Sphagnumwasser, Einfluß auf Guttation 103.
Sporangiolenpilz 404.
Stäbchendoppelbrechung 256.
Stärke 255, 256.
— lösliche 313, 323.
— in Schließzellen 76.
Stärkebäume 296.
Stärkeblätter 194.
Stärkebildung aus Zucker usw. 188.
— aus mehrwertigen Alkoholen 219, 221.
— keine aus Amylosen 188.
— lokalisierte 182, 189.
— im Spektrum 219, 221.
Stärkeformel 257, 258.
Stärkehydrolyse 267.
Stärkekleister 255.
Stärkenachweis 187.
Stärkesamen 342, 416.
Stärkezellulose 256.
Statice, osmotischer Wert 30.
Stearinsäure 271.
Steighöhe 113.
Stenolyse 345, 423.
Stereoisomerie 305, 355.
Stickoxyd, -oxydul 371.
Stickstoff, Hydrierung 395.
— im Urgestein 235.
Stickstoffäquivalent 245.
Stickstoffaufnahme 237.
Stickstoffbedarf der Heterotrophen 306.
— der Pilze 306.
Stickstoffbindung 394, 403—406, 409.
— durch Leguminosen 399.
— durch Bact. radicicola 402.
Stickstoffdüngung 237.
Stickstoffgehalt der Böden 237.
Stickstoffgehalt des Humus 151.
Stickstoffgewinn 235.
Stickstoffhaltige Reserven im Samen 273.
Stickstoffhaushalt im Meer 236.
Stickstoffquellen für Hefe 352.
— der Pflanzen in der Natur 235.
Stickstoffverbindungen, Aufnahme organischer St. 249.
Stickstoffverluste 235.
Stoffaufnahme, elektrische Theorie 44.
— Haftdrucktheorie 43.
— Lipoidtheorie 41.
Stoffliche Einflüsse auf Atmung 341.
Stoffwanderung 283.
— in Holz und Rinde 290.
Stoffwechsel 2.
Stomata s. Spaltöffnungen.
Streckersche Synthese 247.
Stroma der Chloroplasten 176.
— der Stärkekörner 257.
Ströme, elektrische 422.
— Membranströme 423.
Strontiumsalze 140.
— Eindringen in die Zelle 33.
Struktur der lebenden Substanz und Atmung 345.
Sulfit, Festlegung von Acetaldehyd durch S. 354, 359.
Sylvin 168.
Symbiose 400, 402, 403—411.
— zyklische 403, 422.
Synkyanosen 411.
Synthese, asymmetrische 266.
Synthetisierende Enzyme 266, 314.
Sublimat, Wirkung auf Diastase 263.
Submikronen 14, 15.
Sukkulenten, nächtliche Säuerung 336.
Sukkulenz 161.
Sulfonal 33.
Sulfatase 301.
Sulfate als Nährstoffe 139.
— Reduktion 371.
Sumpfboden 49.
Superoxyde 364.
Superphosphat 168.
Suspension 14.

T.

Takadiastase 258.
Takasaccharase 266.
Tannase 264, 299, 312.
Tanne, Bewurzelung 52.
Tannenmistel 321.
Tannin 6, 333, 306.
Tau, Aufnahme 62.
Taurin 301.
Temperatur und Assimilation 211, 330.
— Atmung 330, 340.
— Blutung 99.
— Enzymwirkung 262.
— Pilzernährung 304.
— Säurebildung 334.
— Wasseraufnahme 59.
— Welken 65.
Temperaturkoeffizient bei Kohlensäureassimilation 213.
— bei Atmung 340.
Temperaturschwelle, untere, für Assimilation 213, 214.
Tetrathionat 382.
Theobromin, Theophyllin 250.
Thermophile 329, 332, 362, 376, 417.
Thermophore 420.
Thioaminosäure 241.
Thionsäurebakterien 383.
Thiorhodaceen 384.
Thiosulfatoxydation 382.
Thiosulfatreduktion 371.
Thomasschlacke 168.
Thymin 243, 251.
Tierleben im Boden 154.
Ton 149.
Tonboden 48.
Tonerde, kolloidale Lösung 15.
Tonzelle, Pfeffersche 20.
Torfmoos, Kalkfeindlichkeit 164.
Tötungstemperatur (Enzyme) 362.
Toxine 322.
Trachee, Tracheide 117, 119.

Träger, kolloide der Enzyme 261.
Transpiration 65.
— von Bäumen 109.
— von Fucus 88.
— innere 72.
— kutikuläre und stomatäre 72.
— Nutzen 86.
— relative 81.
Transpirationskoeffizient 85.
Transpirationskraft 68.
Transpirometer 67.
Trehalose 332, 351.
Triacetin 313.
Triamylose 258.
Trianea 40.
Trichite 258.
Triebwurzeln 53.
Triolein 313.
Triosephosphorsäure 356.
Tripalmitin 313.
Tristearin 313.
Trockengewicht, Verminderung bei Atmung 324.
Trockenhefe 356.
Trockenkultur 291.
Trübe Medien 176.
Trypsin, Tryptase 274, 316, 317.
Tryptophan 4, 241, 292, 358.
Tryptophol 358.
Tüpfel, Bedeutung für Stofftransport 287.
Turgor 21.
Turgordehnung 57.
Turgordruck 21, 57.
Tyrosin 4, 241, 292, 307, 352, 358, 375.
— Abbau 339.
Tyrosinase 364.
Tyrosol 352.

U.

Ultrafiltertheorie 43.
Ultramikronen 14.
Ultramikroskop 14, 15.
Ultraviolette Strahlung, Absorption durch das Blatt 177.
— — Bedeutung für Assimilation 219.
— — Wirkung auf Leuchtbakterien 421.
Uracil 251.
Uransalze als Katalysatoren 335.
Urease 275, 378.
Urethan, Einfluß auf Assimilation 193, 211.
— — auf Nitritbildung 390.
Urgestein 149.

V.

Vakuole 8.
Valeriansäure 314, 374.
Valin 240.
Vegetationsboden 150.
Veränderung der Plasmapermeabilität, regulatorische 34.
Veratmung, unvollständige 334.
Verbrennungswärme der Stärke 258.
— des Rohrzuckers 352.
Verbrennungswert der Gärprodukte 352.
Verdauungsenzyme 12.
Verdauungszellen 405.
Veresterung von Alkoholen 358.
Vergärungsformen 355.
Verholzung 118, 311.
Vernin 250.
Verschiebung der spektralen Empfindlichkeit 190.
Verschleimung des Bodens 153.
Verschwemmungsboden 149.
Verwitterung, physikalische und chemische 148.
Vicilin 242.
Viskosität 16.
Vitalistische Theorie des Saftsteigens 129.
Vitamine 358.
Volumänderung des Plasmas bei Plasmolyse 22.
Volummolare Lösung 26.
Volutin 5, 323.
Volvocineen 309.
Vorhof der Spaltöffnung 75.

W.

Wachse 4.
Wachstumsenergie und -ökonomie 325.
Wage zum Nachweis der Transpiration 66.
Wahlvermögen 132.
Waldbäume, Mykorrhiza 408—410.
Waldboden, Mykorrhiza 407.
Wanderung der Kohlehydrate 288.
— der Eiweißstoffe 289.
Wanderstoffe 253.
Wärme 414.
Wärmeentwicklung 415—417.
— bei Atmung 417 f.
— bei alkoholischer Gärung 353, 419.
— bei Nitrifikation 389.
— bei Milchsäuregärung 374.
— Verlauf 418.
Wasser, Bildung bei Atmung 332.
— als Reservestoff 276.
— Rolle bei Verwitterung 149.
— Verbrauch bei Assimilation 186.
Wasseranlagerung 365.
Wasseraufnahme 47.
Wasserbewegung, Geschwindigkeit 160.
— als Quelle elektrischer Ströme 422.
Wasserbilanz 8.
Wasserdampf, Menge des abgegebenen 48.
Wasserdrüsen 104.
Wasserentzug, Wirkung auf Schließzellen 76.
Wasserführung 50.
Wassergehalt 6.
— und Atmung 341.
Wasserkapazität 50.
Wasserkultur 134.
Wassermenge, bei der Transpiration gehobene 109.
Wasserpflanzen, Wurzeln der 150.
Wasserspaltung 364.
Wasserspeicher 116.

Wasserstoff als Akzeptor 365, 374.
— Oxydation 392.
— naszierender 423.
Wasserstoffgärung der Zellulose 375.
Wasserstoffverschiebung 366.
Wasserstoffzahl 10.
— und Pflanzenverbreitung 167.
Wasserverbrauch bei Assimilation 186.
Wasserverdunstung 221.
Wasserverschiebung in der Pflanze 89.
— in der Zelle 90.
Wasserstoff, aktivierter 345.
— Bildung bei intramolekularer Atmung 344.
— Eingreifen bei der Assimilation 190.
Wasserstoffakzeptor 346.
Water requirement 85.
Wattstrandpflanzen 143.
Webersches Gesetz 168.
Wechselwirtschaft 168.
Weinsäure 4, 333, 336, 377.
Welken, Abhängigkeit vom Wassergehalt 56.
Welkungskoeffizient 56.
Wert, osmotischer 23.
Widerstände in den Leitungsbahnen 120.
Wind, Bedeutung für Transpiration 74.
— elektrischer 88.
Windstärke 82.
Winklers Methode der O_2-Bestimmung 172.
Wirkungsfaktor 139.
Wunden, Einfluß auf Blutung 100.
— — auf Permeabilität 36.
Wundparasiten 319.
Wundreiz 36.
Wurzel, Länge 53.
— Unterschiede im humiden und ariden Klima 149.
Wurzelausscheidungen 155, 299.
Wurzeldruck 97, 100.
— Bedeutung für Saftsteigen 111.
Wurzelhaare 54, 156, 159.
— Infektion 401.
Wurzelhöschen 156.
Wurzeloberfläche 52.
Wurzelsaugung, aktive 103.
Wurzelsekrete 299.
Wurzelsystem 51.
— bei Carnivoren 318.
Wurzelverzweigung, abhängig von Bodenqualität 160.

X.

Xanthophyll 178.
Xanthoproteinreaktion 239, 241.
Xerophyten 82.
Xylase 322.
Xylose 4, 270, 304, 409.

Z.

Zeïn 243.
Zeitfaktor 212.
Zeitwert der Enzymwirkung 261.
Zelle, Bau der Z. 7.
Zellhaut 8.
Zellkern 8, 18, 41.
Zellobiase 376.
Zellobiose 270, 299, 376.
Zellobioseanhydrid 270.
Zellosan 270.
Zellsaft 9.
Zellulase 376.
Zellulose 9, 264, 269, 376, 397.
— Abbau durch Pilze 311.
— — durch Bakterien 375.
— Ausgangsmaterial für Humus 151.
— Formel 270.
Zellwand, Permeabilität 45.
Zellwanddruck 57.
Zeolith 153.
Zerknitterung der Zellwand 65.
Zersetzung, chemische im Boden 148.
Zimtaldehyd 354.
Zimtalkohol 354.
Zimtsäure als Nährstoff 306.
Zink als Reizstoff 146, 325.
— in Glasgefäßen 137, 334.
Zitronensäure 4, 335.
Zone, niederer, mittlerer, hoher Intensität bei Assimilation 217.
Zoochlorellen und Zooxanthellen 412.
Zucker als Assimilat 195.
— hemmt Assimilation 193.
— Einfluß auf Nitrifikation 390, 391.
— Gärfähigkeit 351.
— steigt im Holz 290.
— als Pilznährstoff 302.
— als Plasmolyticum 34.
— in Schließzellen 76.
Zuckerbildung, oxydative 338.
Zuckerblätter 188, 194.
Zuckerkohle, Adsorption an Z. 345.
Zuckersulfitverbindung 354.
Zugspannung des Gefäßwassers 91.
Zustandsgrößen, osmotische 56.
Zwergstrauchformation 151.
Zwischenprodukte bei der alkoholischen Gärung 353.
Zwischenträger 366.
Zwischenreaktionen bei CO_2-Assimilation 228.
Zymase 356, 363.
Zymogen 262, 272.
Zymophosphat 356.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 5185

Die Preise für die angezeigten Bücher sind in Goldmark angegeben. Preisänderungen, besonders bei gebundenen Büchern für die Einbände, bleiben vorbehalten. Nach dem Ausland erfolgt Berechnung in Dollar.

Mikroskopisches Drogenpraktikum. In Anlehnung an die 5. Ausgabe des deutschen Arzneibuches. Von **Wilhelm Benecke,** ao. Prof. a. d. Univ. Berlin. Mit 102 vom Verf. gezeichneten Abbild. VI, 95 S. gr. 8° 1912 Gmk 3.—, geb. 5.—

Aus pharmazeutischer Unterrichtstätigkeit entstanden, verfolgt das Praktikum ein durchaus praktisches Ziel: es gibt eine kurze und übersichtliche Darstellung der mikroskopischen Charaktere der wichtigsten Drogen in Wort und Bild, welche den Studenten orientieren soll über die mikroskopischen Merkmale der Drogen, zu deren genauerer Durcharbeitung die Zeit im Kolleg nicht reichte. Darüber hinaus wird es aber auch von Apothekern als ein Atlas zum deutschen Arzneibuch benutzt werden. Die Abbildungen hat der Verfasser sämtlich selbst nach der Natur gezeichnet.

Zeitschr. f. Untersuchung der Nahrungs- u. Genußmittel. Bd. 26, H. 2: Das knappe, für den Gebrauch in Unterrichtskursen oder auch in der Apothekerpraxis zum Nachschlagen sehr geeignete Buch ist wohl das beste der verschiedenen ähnlichen nach der Einführung der Pulveruntersuchungen erschienenen Werke. Es empfiehlt sich erstens durch die praktische Knappheit des Textes, sodann aber auch durch die vielen Abbildungen, die, ohne die vielfach geübte Verschönerung wirklich nur das zu Sehende und Wichtige wiedergeben. — Einige technische Angaben (Untersuchungsflüssigkeiten, Mazeration, Bleichung, Mikrochemie und Meßmethodik) mit sehr geschickten, knappen Daten leiten das Buch ein. Es folgen die üblichen Bestimmungstabellen der Pulver von Drogen. In der Untersuchung der behandelten 100 Drogen geht die Anatomie der Ganzdroge stets vorauf, insbesondere, soweit sie zur Erkennung dient, vielfach ersetzt aber auch hier der Text zur Abbildung den Text überhaupt. Die Beschreibungen der vorkommenden Pulver ergänzen nur das Vorhergehende im nötigsten. Alle Wiederholungen bei verwandten Objekten, anatomische Selbstverständlichkeiten sind vermieden. Die große Einfachheit muß diesem Buch als besondere Empfehlung für den Gebrauch dienen. Tobler.

Pharmazeutische Zeitung. 1912, Nr. 69: . . . In dem Buche liegt eine tüchtige Arbeit vor, die ihre Aufgabe wohl zu erfüllen geeignet erscheint. . . .
Siedler, Zehlendorf.

Lehrbuch der Pharmakognosie. Von Dr. **George Karsten,** o. ö. Prof. a. d. Universität Halle a. S. und Dr. **Wilhelm Benecke,** o. ö. Prof. a. d. Univers. Münster i. W. Dritte, vollständig umgearbeitete Auflage von G. Karstens Lehrbuch der Pharmakognosie. Mit 544 zum Teil farbigen Abbild. im Text. VI, 398 S. gr. 8° 1920 Gmk 7.—, geb. 9.—

Inhalt: Historische Uebersicht der Drogenkunde. — 1. Kryptogamen. — II. Pteridophyten. — III. Samenpflanzen. 1. Rhizome und Wurzeln. 2. Knollen. 3. Hölzer. 4. Rinden. 5. Blattdrogen. 6. Kräuterdrogen (Herbae). 7. Blüten. 8. Früchte und Samen. 9. Haare und Drüsenhaare. 10. Gallen. 11. Amylum. 12. Rohstoffe (Milchsäfte, Extrakte, Manna und Gummi, Traganth und Saccharum, Kampfer, Harze). – Uebersichtstabellen über die wichtigsten Drogenpulver. – Register.

Pharmazeut. Zeitung. 1921, Nr. 16: . . . Das Werk ist schon längst zu einem unentbehrlichen Handbuch geworden, so daß es Eulen nach Athen tragen hieße, darüber noch ein Wort des Lobes zu verlieren. Es ist für diesen Teil der Wissenschaft eben das grundlegende Werk. Dr. R. M.

Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Begründet 1894 von **Ed. Strasburger, F. Noll, H. Schenck, A. F. Wilh. Schimper.** Sechzehnte, umgearbeitete Auflage, bearbeitet von Prof. Dr. Hans Fitting, Bonn, Prof. Dr. Ludwig Jost, Heidelberg, Prof. Dr. Heinrich Schenck, Darmstadt, Prof. Dr. George Karsten, Halle-Wittenberg. Mit 844 zum Teil farbigen Abbild. im Text. VIII, 685 S. Lex. 8° 1923 Gmk 9.—, geb. 11.—

Pharmazeutische Zeitung. 15. Juni 1921: . . . Ueber dieses Werk, das zu den wesenhaftesten der botanischen Unterrichtsliteratur gehört, kann kein Lob gesagt werden, das nicht Wiederholung früherer Anerkennung wäre. Jedem Studierenden, dem es ernst ist mit seiner Disziplin, wird es Führer sein, den er stets neben den besten anderen pädagogischen Arbeiten auf diesem Gebiete wird benützen müssen. Es gibt kein zweites Buch, das so umfassend alle Disziplinen der Botanik nicht nur im Ueberblick zeigt, sondern auch in ihre Tiefen führt. . . . . Die Betonung der offiziellen Pflanzen macht die Arbeit auch für die Pharmazeuten und Mediziner zum erstklassigen Nachschlagewerk. Dr. R. M.

200502

Bo
B

Benecke, Wilhelm
Pflanzenphysiologie.
v. 1.

University of Toronto
Library

DO NOT
REMOVE
THE
CARD
FROM
THIS
POCKET

Acme Library Card Pocket
Under Pat. "Ref. Index File"
Made by LIBRARY BUREAU

POSTE, LÜDDECKE, BÖHNISCH & CO.
GROSSBUCHBINDEREI LEIPZIG.